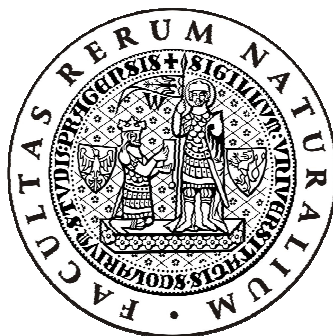


UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE
Přírodovědecká fakulta
Katedra fyzické geografie a geoekologie



**Význam kontinuity a fragmentace lesních porostů jako proměnné
určující diverzitu brouků**

The importance of the forest continuity and fragmentation as a variable
determining the diversity of beetles

DIPLOMOVÁ PRÁCE

Bc. Tereza Loskotová

Vedoucí práce: RNDr. Dušan Romportl, Ph.D.

Konzultant: Ing. Jakub Horák, Ph.D.

Praha 2013

Zadání diplomové práce

Název práce

Význam kontinuity a fragmentace lesních porostů jako proměnné určující diverzitu brouků

Klíčová slova

kontinuita lesních porostů, fragmentace, nárazové pasti, biodiverzita, saproxylický, brouci, *Elateridae*

Cíle práce

- Zjištění vlivu kontinuity lesního porostu na diverzitu brouků.
- Ověření možnosti indikace kontinuity lesních porostů pomocí výskytu vybraných druhů.

Použité pracovní metody, zájmové území, datové zdroje

- Zjištění kontinuity lesních porostů na základě analýzy historických datových podkladů v modelovém území částí Třebechovického a Chrudimského bioregionu. Vymezení modelových ploch kontinuálních a kontrolních nekontinuálních porostů dle stanovených kritérií.
- Sběr entomologických dat pomocí nárazových pastí na modelových plochách, determinace druhů a stanovení jejich početnosti.
- Porovnání diverzity druhů taxonu Coleoptera v kontinuálních a nekontinuálních porostech - statistické ověření vztahu.
- Testování indikace kontinuity lesních porostů pomocí výskytu vybraných druhů brouků v modelovém území. Popis vztahu k dalším proměnným prostředí, určujícím diverzitu lesních porostů.

Datum zadání: 15. 11. 2010

Jméno studenta: Bc. Tereza Loskotová

Jméno vedoucího práce: RNDr. Dušan Romportl, Ph.D.

Prohlašuji, že jsem tuto diplomovou práci vypracovala samostatně a že jsem všechny použité
prameny uvedla a řádně citovala.

V Praze 21. 8. 2013

.....

Tereza Loskotová

Poděkování

Na tomto místě srdečně děkuji svému školiteli dr. Dušanu Romportlovi za jeho cenné rady, věcné připomínky, čas a především trpělivost, které mi věnoval. Neméně významný dík patří Ing. Jakubu Horákovi za rady a připomínky v oblasti entomologie, dále za poskytnuté zázemí a pomoc při sběru entomologických dat v terénu. Za to patří mé poděkování i kamarádce Heleně Kaňkové. Nesmím opomenout řadu entomologů, kteří mi velice pomohli determinací skupin brouků. Bez jejich spolupráce bych tuto práci nemohla uskutečnit ani dokončit: Jaroslavu Brádkovi, Liboru Dvořákovi, Václavu Hanzlíkovi, RNDr. Janu Pavíčkovi, Pavlu Průdkovi, Milanu Pützovi, Dávidu Selnekovičovi, Janu Schneiderovi, Adamu Šímovi a Pavlu Jakubcovi. V neposlední řadě děkuji Jiřímu Brestovanskému, bez kterého bych nepoznala krásy entomologie, a také přátelům a rodině za podporu a trpělivost během doby mého studia.

Abstrakt

Předkládaná diplomová práce hodnotí vliv dvou hojně diskutovaných faktorů, kontinuity a fragmentace lesních porostů, na druhovou bohatost brouků. Hodnocena byla data za lesní území nedaleko Chocně, využívané k hospodářským účelům. Dlouhodobou přítomnost lesů, po dobu minimálně 240 let, lze dokumentovat dle historických mapových podkladů. Jako kontinuální byly označeny dubové porosty, odpovídající tamní potenciální přirozené vegetaci, s věkem 100 a více let. K nim byly jako kontrolní vybrány porosty smrkové. Fragmentace je zde chápána jako výsledný stav změn druhové skladby dřevin probíhajících od konce 18. století po současnost. Vedle sledovaných faktorů byly hodnoceny další ekologické a strukturní proměnné porostů s možným vlivem na společenstva brouků. Z 38 kompletně určených čeledí byly vybrány dvě skupiny brouků, taxonomicky definovaná skupina kovaříkovitých (*Elateridae*) a ekologicky definovaná skupina saproxylických brouků, k porovnání jejich odpovědí na proměnné kontinuity a struktury lesních porostů.

Klíčová slova: kontinuita lesních porostů, fragmentace, nárazové pasti, biodiverzita, saproxylický, brouci, *Elateridae*

Abstract

Presented thesis examines the influence of two frequently discussed variables, forest continuity and forest fragmentation, on beetle diversity. An area of managed forests near Choceň was assessed. Longterm presence of local forest cover (minimum 240 years) can be documented by historical maps. Oak woodlands corresponding to the potencial vegetation were considered as continuous when older than 100 years. Those areas were compared with spruce forest. Fragmentation is understood to be a result of a conversion of species composition since 18th century until present. Other ecological and forest structural variables with possible influence on beetle populations were included. Out of the 38 completely described families of beetles were chosen into account. One defined taxonomically is represented by click-beetles (*Elateridae*) and the other group, saproxylic beetles, is defined by ecology. Their responses to variables of forest continuity and forest fragmentation were compared.

Keywords: forest continuity, fragmetation, flight-intercept traps, biodiversity, saproxylic, beetles, *Elateridae*

OBSAH

	Seznam tabulek	7
	Seznam obrázků	7
	Seznam grafů	8
1	Úvod	9
2	Rešerše	11
2.1	Současný stav znalostí o vlivu kontinuity na biodiverzitu	12
2.2	Vliv fragmentace na hmyzí faunu	15
2.3	Vliv proměnných struktury porostu	25
2.4	Disperzní schopnosti brouků	26
3	Charakteristika zájmového území	29
3.1	Vymezení zájmového území	29
3.2	Geologie a geomorfologie	30
3.3	Klimatické poměry	31
3.4	Hydrologie	31
3.5	Půdy	32
3.6	Biogeografie oblasti	32
3.7	Význam oblasti z pohledu ochrany přírody	34
3.8	Obecná charakteristika lesních porostů	35
4	Metody a data	36
4.1	Porostní mapy a hospodářské knihy	36
4.2	Výběr sběrných ploch – kontinuální a nekontinuální porosty	37
4.3	Sběr brouků do nárazových pastí	37
4.4	Stanovení parametrů k hodnocení vlivu fragmentace porostu na diverzitu	39
4.5	Stanovení parametrů pro hodnocení vlivu kontinuity na diverzitu brouků	41
4.6	Další sledované parametry v lesních porostech	42
4.7	Statistické metody	45
5	Výsledky	47
5.1	Diverzita taxonu Coleoptera v lesních porostech	47
5.2	Porovnání dubových a smrkových porostů z pohledu druhů	49
5.3	Vliv fragmentace	53
5.4	Statistické hodnocení vlivu kontinuity ve vztahu k ostatním proměnným	59
6	Diskuse	67
7	Závěr	72
8	Zdroje	74

Seznam obrázků

Obr. 1 - Vymezení zájmového území	29
Obr. 2 – Potenciální přirozená vegetace	33
Obr. 3 – Nárazová past ve smrkovém porostu	37
Obr. 4 – Ukázka snímku pro hodnocení otevřenosti korunového patra	42
Obr. 5 – Ukázka horizontální struktury plošek v okolí pastí	53

Seznam tabulek

Tab. 1 – Charakteristika klimatické oblasti podle Quittovy klasifikace	30
Tab. 2 – Dělení proměnných na kategorie	40
Tab. 3 – Ukázka hodnot procentuálního podílu pater na ploše okolo pastí v perimetru 20 m	42
Tab. 4 – Ukázka hodnot procentuálního zastoupení dřevin v perimetru 20 m okolo pastí	43
Tab. 5 – Ukázka hodnot množství mrtvého dřeva v okolí pastí v perimetru 20 m	44
Tab. 6 – Charakteristiky okolí pastí v dubových porostech	53
Tab. 7 – Znázornění možného vlivu proměnných struktury lesního porostu na počty druhů a jedinců tří skupin brouků	58
Tab. 8 – Výsledky analýzy vlivu faktorů lesního prostředí na počty druhů v dubových a smrkových porostech	63
Tab. 9 – Výsledky analýzy vlivu faktorů lesního prostředí na počty jedinců v dubových a smrkových porostech	63
Tab. 10 – Výsledky analýzy vlivu faktorů lesního prostředí na počty saproxylických druhů v dubových a smrkových porostech	64
Tab. 11 – Výsledky analýzy vlivu faktorů lesního prostředí na počty jedinců saproxylických druhů v dubových a smrkových porostech	64
Tab. 12 – Výsledky analýzy vlivu faktorů lesního prostředí na počty druhů kovaříků v dubových a smrkových porostech	65
Tab. 13 – Výsledky analýzy vlivu faktorů lesního prostředí na počty jedinců kovaříků v dubových a smrkových porostech	65
Tab. 14 – Výsledky analýzy vlivu faktorů lesního prostředí vztažené k Shannonovu indexu diverzity	65

Seznam grafů

Graf 1 – Počty druhů ve dvojicích pastí smrk-dub	48
Graf 2 – Počty jedinců ve dvojicích pastí smrk-dub	49
Graf 3 – Počty jedinců saproxylických brouků ve dvojicích pastí smrk-dub	50
Graf 4 – Počty druhů saproxylických brouků ve dvojicích pastí smrk-dub	50
Graf 5 – Počty druhů kovaříků ve dvojicích pastí smrk-dub	51
Graf 6 – Počty jedinců kovaříků ve dvojicích pastí smrk-dub	51
Graf 7 – Zobrazení počtů druhů a abundancí v dubových porostech dle sledovaných skupin	54
Graf 8 – Rozptyly počtů druhů ve 13 dubových porostech dle kategorií velikosti lesa	55
Graf 9 – Rozptyly počtů kovaříků ve 13 dubových porostech dle kategorií vzdálenosti nejbližšího starého dubového porostu	56
Grafy 10 - 15 – Histogramy rozdělení dat pro počty druhů a abundance	58
Graf 16-21 – Bodové grafy závislosti počtu druhů (N_Sp) a abundancí (Abun) brouků na nadmořské výšce	60
Graf 22 – Shannonův index diverzity pro dvojice dubový – smrkový porost	61
Grafy 23 a 24 – Struktura množství mrtvého dřeva ve smrkových a dubových porostech v perimetru 20 m od pastí v m³	62

1 ÚVOD

Zachování biodiverzity Země je hlavním cílem Úmluvy o biologické rozmanitosti (UN, 1992). Celkem 193 účastníků (z toho 168 signatářů, CBD 2013) úmluvy svědčí o pochopení případných následků při její ztrátě. Identifikace míry vlivu faktorů podílejících se na utváření biodiverzity je žádoucí na všech jejích úrovních. Vyšší míra diverzity druhů napomáhá udržení ekosystémů i služeb, které nabízejí (Millenium Ecosystem Assessment 2005, Evropská komise 2008). Každý druh plní ve svém prostředí nějakou funkci: jako potrava, rozkladač, opylovač, predátor nebo herbivor, a je tak součástí vyššího systému. Fragmentace stanovišť je mnohými autory označována za jeden z nejvlivnějších procesů, vedoucích ke ztrátě biodiverzity. Může nevratně narušovat úzké vazby mezi druhy, rovnováhu ekosystémů i procesy, ze kterých člověk profituje. Navíc fragmentace zvyšuje úspěšnost některých nepůvodních druhů a snižuje šance původních druhů uspět v kompetičním boji. V rámci krajiny sice může fragmentace zvyšovat heterogenitu typů ploch, ale také homogenizovat druhová společenstva (Collinge 2009). McGarigal a Cushman (2002) uvedli, že ze 154 revidovaných studií na téma fragmentace byla více než polovina věnována ptákům. Savci a rostliny zaujali druhou pozici. Plazi, obojživelníci a bezobratlí patřili ve sbírce studií k nejméně častým skupinám, přičemž necelý 1 milion z 1,7 milionů popsanych druhů organismů patří do skupiny hmyzu (*Insecta*; Grimaldi, Engel 2005) a nejméně jeden z každých čtyř popsanych druhů je brouk (May 1988).

Naproti vlivu fragmentace stojí koncept kontinuity vhodných stanovišť v krajině, který by měl podporovat původní společenstva druhů. V této práci je kontinuita chápána jako dlouhodobá přítomnost potenciálně přirozených lesů. Ty jsou považovány za významný prvek z hlediska podpory biodiverzity (Lindenmayer et al. 2002, Wesolowski 2005, MCPFE 2011). Mnoho studií na téma fragmentace nebo kontinuity lesních porostů bylo publikováno z tropických oblastí Amazonie nebo severní Evropy. Objektem studia byly přirozené kontinuální porosty pralesů nebo boreálních lesů (Debinski, Holt 2000). V České republice

takové lesy tvoří jen 1,1 % výměry všech lesů (Zelená zpráva 2012). Studií z prostředí dnes hospodářsky využívaných lesů není mnoho. Ve střední Evropě slouží k produkci dříví 91 % lesů (MCPFE 2007). Předpokládá se v nich sice nižší diverzita druhů, ale na úrovni České republiky, kde má 74,7 % lesů hospodářskou funkci, má smysl se podobnými tématy zabývat.

Na rozdíl od většiny publikovaných studií hodnotí tato práce vliv fragmentace a kontinuity lesních porostů na skupinu brouků uvnitř velkého komplexu hospodářských lesů. Sledované plochy leží nedaleko Chocně a dle historických mapových podkladů je zde zachycena přítomnost lesů v přibližně stejném rozsahu jako dnes po přibližně 240 let (Loskotová 2010). Je pro ně typická značná věková i druhová různorodost a ostré přechody mezi jednotlivými etážemi (ÚHÚL online). Vytváří tak zajímavé prostředí pro studium vztahů druhů a prostorových a ekologických charakteristik lesního prostředí.

Struktura a cíle práce

Předkládaná diplomová práce si klade 3 hlavní cíle. Zaprvé zhodnotit, zda kontinuita v hospodářských lesních porostech má vliv na diverzitu taxonu *Coleoptera* a pokud ano, jaký. Zadruhé zda má vnitřní fragmentace porostů v podobě holosečí a matrice nepůvodní druhové skladby a stáří dřevin vliv na druhové spektrum druhů zkoumané taxonomické skupiny. Zatřetí porovnat tyto dvě proměnné s dalšími vybranými charakteristikami porostů: množství mrtvého dřeva, otevřenost korunového patra, dřevinná skladba a patrovitost porostu v místech sběru entomologických dat.

Rešeršní část práce shrnuje poznatky o vlivu obou proměnných na hmyz, zejména na brouky v lesních porostech. Zvláštní kapitola je věnována charakteristice zájmového území s ohledem na sledovanou skupinu brouků. Další část, metodika, obsahuje informace o datech, jejich sběru, nástrojích a postupech použitých pro dosažení stanovených cílů. Následuje kapitola s výsledky statistických a prostorových analýz, které jsou diskutovány a porovnány s nastudovanou literaturou v následující kapitole. V závěru práce jsou shrnuty nejdůležitější poznatky a nakonec uvedeny veškeré zdroje. Obsáhlejší grafické a tabulkové údaje jsou zařazeny na konci práce v podobě příloh.

2 REŠERŠE

Druhová bohatost fauny lesního prostředí je výsledkem společného působení abiotických, biotických a antropogenních činitelů v prostoru a čase. Mezi abiotické faktory prostředí se řadí reliéf, geologický podklad a klima. Ty spolu s biotickým prostředím spoluvytvářejí půdní pokryv, který pomáhá utvářet charakter vegetačního krytu. Variabilita kombinací všech podmínek vytváří množství nabízených stanovišť. Jejich obsazení je výsledkem stanovištních nároků druhů a interakcí mezi nimi. Diverzita druhů odráží heterogenitu prostředí (Niemelä 2001). Tyto základní proměnné jsou předmětem zájmu zejména ekologických a biologických disciplín a tato práce na ně není zaměřena.

Spolupůsobení přírodních faktorů dává vzniknout místně přirozeným lesním porostům s přirozeným druhovým spektrem živočichů. Jejich přítomnost v kulturní krajině střední Evropy je však velmi vzácná (Wesolowski 2005). Kontinuita lesních porostů dané kvality v čase je důležitá pro podporu lesních druhů, zejména ve fragmentované krajině.

Mezi nejvýznamnější procesy s negativním vlivem na druhová společenstva a populace patří fragmentace (Collinge 1996). Jejím výsledkem je pozměněná struktura krajiny, prezentovaná izolovanými ploškami původně spojitého krajinného typu, obklopenými typy nově vzniklými. Druhová diverzita krajinné plošky dle Formana a Godrona (1981) je funkcí bohatosti stanovišť, vlivu disturbancí, plochy, heterogenity matrice, izolovanosti a charakteru okrajů a času.

Ve srovnatelných porostech (dle reliéfu, výšky, klimatických podmínek, geologického a půdního podkladu) mohou hrát důležitou roli při distribuci lesních druhů strukturní proměnné porostů jako patrovitost, výška, otevřenost korunového patra, zakmenění nebo množství mrtvého dřeva. Čím komplexnější je ploška, tím podporuje více druhů (Lassau et al. 2005). Vyjmenované proměnné v lesích střední Evropy velkou měrou závisí na rozhodování člověka.

Teoretický rámec studia obou proměnných byl shrnut v bakalářské práci (Loskotová 2010), zde je zmíněn pouze v souvislostech. Rešerše je zaměřena na dosavadní poznatky

o vlivu kontinuity lesních porostů, fragmentace lesních porostů a dalších strukturních charakteristik lesa na diverzitu hmyzu, zejména na diverzitu brouků. V případě kontinuity lesních porostů jsou uvedeny znalosti o jejích indikátorech.

2.1 Současný stav znalostí o vlivu kontinuity na biodiverzitu

Kontinuita lesních porostů je považována za významnou proměnnou podporující biologickou rozmanitost krajiny skrze druhy se specifickými nároky na stanoviště, která se vyvíjí pouze ve starých lesních porostech (Game, Peterken 1984; Assmann 1999; Nordén, Appelqvist 2001). Zejména ve srovnání s nově vzniklými porosty na plochách s předchozím odlišným využitím se předpokládá vyšší podíl vzácných a ohrožených druhů v kontinuálních porostech (Wulf 1997).

Koncept kontinuity prodělal za uplynulých cca 40 let změny v přístupu. V 70. letech se začaly druhy nalézané ve starých zachovalých porostech používat pro indikaci takových porostů bez exaktního ověření vztahů. V posledních dvou desetiletích se postupně přechází od tohoto postupu k rekonstrukcím kontinuity lesů na základě mapových podkladů (např. Günther, Assmann 2004; Wulf 2004; Irmeler et al. 2010; Röstel 2006) a datovacích metod jako např. dendrochronologie ke zjištění stáří dřevin v porostu, palynologie k určení původní skladby dřevin (Lindbladh et al. 2007) nebo uhlíkové metody k vyloučení disturbancí v podobě požárů (Ohlson, Tryterud 1999). Výběr vhodných druhů k indikaci je následně proveden v porostech označených za kontinuální a na základě vlastností druhů ověřených statistickými metodami (Plata, Lücking, Lumbsch 2008).

Definice

K definici kontinuálního porostu má řada autorů trochu jiný přístup. Napříč studiemi se objevuje časová kontinuita porostu (*stand continuity*) a kontinuita nějaké struktury či vlastnosti porostu v porostu (*ecological continuity*) na určitém místě (např. Rolstad et al. 2002; Sverdrup-Thygeson, Lindenmayer 2003; Lindbladh et al. 2007) a kontinuita kvalitativně shodných porostů nebo nějaké struktury či vlastnosti porostu v rámci krajiny (*landscape continuity*; Nordén, Appelquist 2001). Za kontinuální považuje řada autorů starý porost, který měl dostatečně dlouhou dobu, aby se v něm vyvinuly specifické struktury a mikroklima, kvalitativně odlišné od mladého porostu (*stand continuity*).

Taxony zkoumané ve vztahu k indikaci kontinuity

Indikátor kontinuity v lesích může být druh s vazbou na určité mikrostanoviště nebo substrát, vyvíjející se pouze v kontinuálních porostech a/nebo se slabou disperzní schopností (Sverdrup-Thygeson, Lindenmayer 2003). Druhy považované za potenciální indikátory kontinuity patří nejčastěji do následujících skupin: mechy (např. Röstel 2006), lišejníky (např. Selva 1994; Kuusinen 1995; Gauslaa, Solhaug 1996; Plata, Lücking a Lumbsch 2008), dřevokazné houby (např. Sverdrup-Thygeson, Lindenmayer 2003), cévnaté rostliny (např. Wulf 2004; Hermy, Verheyen 2007), měkkýši (např. Röstel 2006) a brouci (např. Assmann 1999; Günther, Assmann 2004, Irmeler et al. 2010). U lesních zástupců těchto taxonů předpokládají autoři větší podíl druhů s užší vazbou na prostředí starých lesů. Řada lesních lišejníků je velice náchylná i vůči stresovým podmínkám malých disturbancí. Nárůst množství pronikajícího světla a snížení vlhkosti v porostu, byť na malém prostoru, limituje jejich výskyt (Gauslaa, Solhaug 1996).

Dle Ohlsona et al. (1997) je k vývoji ekologických kvalit starých porostů podporujících lišejníky a houby označované za indikátory kontinuity zapotřebí 300 let (nad 300 let počet druhů významně neroste), dle Hörnberga et al. (1998) je tato doba důležitá pro vývoj jehličnatých porostů.

Příkladové studie

Sverdrup-Thygeson a Lindenmayer (2003) ověřovali v boreálních porostech jihovýchodního Norska indikační schopnosti dvou dřevokazných hub, považovaných za indikátory dlouhodobé kontinuity padlých kmenů v porostu. Kontinuitu definovali jako dlouhodobou přítomnost (200-300 let) ležících kmenů v porostu. Výskyt a početnosti druhu *Phellinus nigrolimitatus* byly silně a pozitivně korelovány s plochou porostu nenarušenou rozsáhlou disturbancí po dobu 240 let v okolních 80 ha. Nejsignifikantnější proměnnou bylo množství ležících kmenů v posledním stádiu rozkladu a následně podíl porostů s kontinuitou 140 let v okolních 80 ha. Tyto dvě proměnné dohromady vysvětlovaly 68 % variability. Navíc spolu s menšími kmeny v posledním stádiu rozkladu vysvětlovaly všechny tři proměnné 80 %. V okolí porostů, ve kterých byla zaznamenána přítomnost *Phellinus nigrolimitatus*, bylo vždy minimálně 36 % plochy okolních 80 ha s kontinuitou 140 let. Z výsledků došli autoři k závěru, že *Phellinus nigrolimitatus* je druh vhodný pro indikaci a že vztahy mezi kontinuitou a předpokládaným indikačním druhem by měly být sledovány i v širším okolí než jen na území samotného porostu. Okolí může mít význam pro zachování druhu v rámci sledované krajiny. Pro druhou sledovanou houbu nebyly podobné výsledky zjištěny.

Ohlson et al. (1997) poměřovali vliv vlastností stanoviště a dlouhodobé přítomnosti nenarušeného mokřadního lesního porostu (*swamp forest*) na 517 druhů cévnatých rostlin, mechů, lišejníků, jaterníků a dřevních hub. Zjistili, že lesy v dřívější době narušené požáry, ať přírodními nebo člověkem vyvolanými, ukrývaly více druhů než lesy nenarušené. Pro celkovou diverzitu a pro druhy označené za indikátory kontinuity bylo nejdůležitější množství mrtvého dřeva v porostu.

Plata, Lücking a Lumbsch (2008) provedli komplexní studii pro lišejníky tropických pralesů. Analyzovali stanovištní a mikrostanovištní nároky zástupců 19 čeledí (135 rodů s 950 druhy celkem). Mezi proměnné zařadili nadmořskou výšku, sezonalitu klimatu, vegetační typ, disturbance, přírodní substrát a světelné podmínky. Celkem tři čeledi (*Letrouitiaceae*, *Porinaceae* a *Thelotre mataceae*) ukázaly preference pro disturbancemi nenarušené porosty se stinným prostředím a kůru starých stromů, tedy parametry řazené ke kontinuálním porostům. Třetí jmenovaná čeleď je oproti zbylým dvěma rodově i druhově bohatší a bez přímého vztahu k nadmořské výšce. Autoři zároveň prokázali nepravděpodobnou koexistenci lišejníků odlišných společenstev. Zástupci lišejníků z čeledi *Thelotre mataceae* se tak zdají být vhodnou indikační skupinou pro kontinuitu tropických pralesů. Podobně Kuusinen (1995) zhodnotil bioindikační schopnosti lišejníků topolu osika ve Finsku. *Lobaria pulmonaria*, *Nephroma spp.*, *Pannaria pezizoides* a *Parmeliella triptophylla* se zdají být nejvhodnější druhy pro indikaci kontinuálních smrkových porostů, jejichž příměsí jsou velmi staré osiky.

Röstel (2006) zhodnotila diverzitu sedmi taxonomických skupin (cévnaté rostliny, mechy, lišejníky, dřevní houby, měkkýši, houboví komáři *fungus-gnats* a dutinový brouci) ve vztahu ke kontinuitě temperátních porostů Švédska. Kontinuální přítomnost listnatých opadavých lesů na 21 lokalitách se pohybovala mezi 100 a 365 lety, přičemž průměrný věk nejstarších stromů byl 120 let (od 100 do 150 let). Hodnoceny byly vždy celková diverzita skupiny a druhy červených seznamů ve vztahu ke stanovené kontinuitě porostů. Ze všech sedmi skupin pouze brouci odpovídali signifikantně. Druhy brouků červeného seznamu však nikoli.

Irmeler et al. (2010) sledovali diverzitu a disperzní schopnosti saproxylických¹ brouků severního Německa v 57 fragmentech lesa různé velikosti a stáří na celkové ploše 350 ha.

¹ Saproxylický je druh závislý během některé fáze svého vývoje na mrtvém nebo umírajícím dřevě, nebo na jiném saproxylickém druhu (Speight 1989).

Druhová bohatost starých lesních porostů (> 130 let) byla ve srovnání s mladšími porosty (<130 let) vyšší. Stáří porostů se v této studii projevilo jako nejdůležitější proměnná distribuce saproxylických brouků v celém sledovaném území. I když pro vzácné druhy se zdála být důležitější velikost porostu. Druhy s malou mobilitou (do 30 m od okraje lesa) byly vzácné v mladých a malých porostech.

Klinerová et al. (2011, 2012) sledovali druhy bylinného patra ve starobylých a novodobých lesích středního Polabí a Doupovských hor. Celková diverzita druhů byla nejvyšší v recentních lesích. V obou oblastech byly objeveny druhy (*Galium odoratum*, *Pulmonaria obscura*, *Mercurialis perennis*, *Circaea lutetiana*) s vazbou k odlišným kontinuálním prostředím starých porostů obou oblastí. Staré porosty jsou dle autorů velmi silně ovlivněny půdními podmínkami a korunovým zápojem. Ve starých porostech Polabí jsou kyselejší půdy chudší na živiny. To je pravděpodobně příčina nejnížší diverzity druhů bylinného patra sledovaných porostů této studie.

Shrnutí

Kontinuální lesní porosty se nevyznačují vyšší biodiverzitou oproti porostům recentním. Rozdíly jsou nalézány především v druhové skladbě. Kontinuální lesní porosty obývají odlišná společenstva druhů než recentní porosty, vyjma generalistů. Pro některé druhy byla statisticky ověřena vazba na kontinuální proměnnou lesního porostu. Ať je za kontinuální proměnnou považováno ležící mrtvé dřevo v posledním stádiu rozkladu nebo dutina s trouchem, je vývoj této proměnné často vázán na staré porosty. Dle řady autorů je pro zachování vzácných druhů důležitá kontinuální přítomnost jakékoli proměnné v rámci celé krajiny. Na této úrovni kontinuální porosty diverzitu zvyšují. Indikátory ekologické kontinuity porostů je třeba hledat na základě stanovištních nároků druhů v kontinuálních porostech nalezených a tyto vztahy statisticky ověřit.

2.2 Vliv fragmentace na hmyzí faunu

Fragmentace stanovišť a její vliv na organismy patří mezi klíčové otázky biologických a ekologických disciplín. Získané poznatky nalézají uplatnění zejména při plánování a managementu krajiny a při ochraně biodiverzity (Collinge 2009). Tato kapitola řeší je zaměřena na současné poznatky o vlivu fragmentace, zejména fragmentace lesů, na zástupce živočišné říše. Protože jsou vliv i prostorové měřítko považovány za druhově specifické (Haila 2002), patří zvýšená pozornost bezobratlým, zejména pak třídě hmyzu

(*Insecta*). Uvedené poznatky z literatury jsou vázány hlavně k fragmentaci způsobené činností člověka.

Literatura

Studiu vlivu fragmentace na biotu se věnovala celá řada autorů. Collinge (2009) napočítal k roku 2009 na 5 000 článků, obsahujících výraz fragmentace stanovišť (*habitat fragmentation*). Publikováno bylo množství prací teoretických, pozorovacích a několik experimentálních² (Debinski, Holt 2000; McGarigal, Cushman 2002). Pravděpodobně nejobsáhlejší souhrnné publikace věnující se problematice tématu jsou *Habitat fragmentation and landscape change* (Lindenmayer, Fischer 2006) a *Ecology of fragmented landscapes* (Collinge 2009).

McGarigal a Cushman (2002) provedli zhodnocení 134 studií z let 1995 až 2000, publikovaných ve třech nejrozšířenějších časopisech: *Conservation Biology*, *Landscape Ecology* a *Ecological Applications*. Hodnotili jejich charakter (experimentální/observační/modely), taxonomické zaměření, prostorová měřítka (ha), zkoumané biotopy, použití kontrolních ploch a replikace. Ze všech 134 studií bylo celkem 39 % realizováno na úrovni plošek (*patch scale*), 22 % na úrovni krajinné (*landscape scale*), 19 % na úrovni plošek a širšího okolí (*patch-landscape scale*) a 8 % bylo zaměřeno na okrajový efekt (*edge effect*). Lesy mírného pásma hodnotili jako nejčastější studijní biotop (43 %) a lesy tropů jako druhý nejčastější (22 %). Nejsledovanější taxonomickou skupinou ve vztahu k fragmentaci byli ptáci. Pozornost jim věnovala více než polovina autorů. Za nimi následovali savci a rostliny. Na bezobratlé bylo zaměřeno 9 % studií. Od té doby jsou práce o vlivu fragmentace na hmyzí skupiny na vzestupu (Collinge 2009; Lindenmayer, Fischer 2006).

Obecně jsou studie velmi variabilní co do plošného měřítka (od 1 m² po 1 000 ha) a doby trvání experimentů/pozorování (1 sezóna až desítky let; Debinski, Holt 2000; McGarigal, Cushman 2002). Některé práce byly zacíleny na odpovědi jednoho druhu (např. Banks et al. 2005), jiné na reakce celého taxonu (např. Didham et al. 1998) nebo jinak definované funkční skupiny (např. Henle et al. 2004).

Debinski a Holt (2000) shrnuli výsledky 20 publikovaných experimentálních studií. Byly zaměřeny na 5 ústředních témat vázaných k fragmentaci (1. druhová bohatost, 2. působení konektivity a izolace, 3. individuální chování druhů, 4. demografie a 5. genetika)

² Pozorovací studie ve smyslu sledování a sběru dat výsledného vlivu fragmentace; *experimentální* s. oproti tomu má zachycen stav i před samotným procesem fragmentace.

a testovaly 6 hlavních hypotéz (1. druhová bohatost roste s plochou, 2. početnost nebo hustota druhu stoupá s plochou, 3. fragmentace mění interakce mezi druhy, 4. okrajový efekt ovlivňuje ekosystémové služby, 5. koridory podporují pohyb mezi fragmenty a 6. konektivita mezi fragmenty zvyšuje diverzitu druhů). Mnohé „pozorovací“ studie řešily podobné hypotézy.

Vývoj studia fragmentace začal jako jednoduché sčítání druhů vztažené k velikosti plochy dle teorie ostrovní biogeografie (McArthur, Wilson 1967) a postupně přibývaly další proměnné a hlediska. V posledních letech jsou na vzestupu studie využívající poznatků a metod genetiky za účelem porozumění vztahů mezi fragmentací, populacemi a procesem speciace (Bailey 2007). Níže uvedený přehled vlivu fragmentace na živočišné druhy není zcela úplný, je strukturován dle nejvýznamnějších hypotéz a ve vztahu k proměnným sledovaným v této práci.

Definice

Fragmentace v sobě zahrnuje rozčlenění jednotného celku na více od sebe izolovaných částí, vždy doprovázené redukcí jejich plochy (Lomolino 2001; Polus 2007; Collinge 2009), vzniku rozhraní a změnou typu krajinných ploch v jejich okolí (Lindenmayer, Fischer 2006). V kontextu studia vlivu fragmentace na živočichy jde o rozčlenění, izolaci a zmenšování jejich stanovišť (*habitat fragmentation*) s patrným vlivem na osídlení, přežívání nebo reprodukci (Franklin et al. 2002; Lindenmayer, Fischer 2006). Uplatňování fragmentace stanovišť sleduje přístup Dunninga et al. (1992), kteří považují stanoviště druhů za základní elementy krajiny.

Někteří autoři hodnotí spíše fragmentaci biotopu než fragmentaci stanovišť (Collinge 2009). V některých případech to má své opodstatnění. Jestliže je zájem soustředěn na celou taxonomickou skupinu a ne na odpovědi jednoho druhu, není možné označit jednotné stanoviště pro všechny druhy dané skupiny. Na úrovni hmyzu představuje pro řadu druhů stanoviště např. dutina s trouchem nebo suchá větev konkrétního druhu stromu a biotop reprezentuje krajinnou plochu, ve které se tato stanoviště vyvíjí. Potom může být biotop vhodnou studijní plochou (McGarigal, Cushman 2002). Takto je uplatňován přístup Formana a Godrona (1993), kdy je sledována diverzita na úrovni plošek, často reprezentovaných vegetačním typem. Prostor mezi stanovišti/biotopy je vyplněn do různé míry odlišnými krajinnými ploškami, které v daném měřítku převládají a vytváří krajinnou matici. Ve smyslu modelu Formana („*patch – matrix – corridor model*“, 1995) je matrice nejvíce měněným krajinným typem.

V posledních deseti letech je kladen důraz na rozlišování dopadu fragmentace stanovišť (*habitat fragmentation*) a dopadu úbytku stanovišť (*habitat loss*) na diverzitu, početnosti a druhovou skladbu společenstev (např. Collinge 2009; Fahrig 2002; Niemelä 2001; St-Laurent et al. 2009). Z uvedených studií vyplývá, že úbytek stanovišť má pravděpodobně vždy negativní dopad na diverzitu sledovaných skupin, zatímco fragmentace jako proces rozčlenění a přeměny může zvyšovat heterogenitu prostředí a mít na počty druhů naopak kladný vliv.

Diverzita roste s plochou fragmentu

Velikost plošky (stanoviště/biotop) patří k vůbec nejčastěji hodnoceným proměnným ve vztahu k diverzitě zkoumaných taxonů. Podle teorie ostrovní biogeografie (MacArthur, Wilson 1967) se zmenšující/zvětšující se plochou a izolovaností ostrova počet druhů klesá/roste. To je vysvětlováno možností většího počtu nabízených nik s rostoucí plochou. Debinski a Holt (2000) při svém hodnocení zjistili, že na hypotézu 1. (viz výše) odpovídaly skupiny napříč osmi studiemi odlišně. Vztah mezi brouky a velikostí plochy dvou studií hypotézu nepodpořil, naopak motýli měli kladnou odpověď a hmyz obecně jako sledovaná skupina měl ve dvou studiích protichůdné výsledky. Při studiu saproxylických brouků v severním Německu zjistili Irmeler, Arp a Nötzold (2010) pozitivní vztah mezi druhovou bohatostí saproxylických brouků a velikostí lesa podobně jako Vasconcelos et al. (2006) při studiu společenství mravenců v Amazonii.

Hypotézu podporuje nejdéle trávající studie z Amazonie (22 let; Laurance et al. 2002). Diverzita různých taxonů včetně některých skupin brouků, motýlů, mravenců byla porovnána mezi spojitým amazonským pralesem a 1 000 ha, 100 ha a 1-10 ha velkými fragmenty. Nejenže se zmenšující se plochou klesal počet druhů, ale úbytek druhů byl s menší velikostí fragmentů i rychlejší. U některých skupin zůstal počet druhů stabilní (žáby), nebo se dokonce zvýšil (motýli), ale o generalisty přežívající v matrici nebo o druhy okrajů na úkor druhů vnitřního prostředí lesa. Podobně vysledovali Lövei et al. (2006) na druhovém složení fragmentů listnatých lesů při okraji Velké uherské nížiny v Maďarsku a na Ukrajině vztah mezi velikostí plochy fragmentu a počtem lesních specialistů. Naopak vztah mezi generalisty³ a druhy okrajů se projevil jako negativní.

³ Druhy srovnatelně hojné v matrici i ve fragmentech (Lövei et al. 2006)

Hustota a početnost populace druhu stoupá s plochou fragmentu

Podobně jako u vztahu velikosti plochy a druhové diverzity, ukázaly studie podobné výsledky na otázky ohledně velikosti plochy a hustoty populace (Bender, Contreras, Fahrig 1998). Pro druhy vnitřního prostředí je vztah pozitivní, zatímco pro generalisty ne. Při studiu populační dynamiky včel ve fragmentech Amazonského pralesa, před a po procesu fragmentace, zjistili Powell a Powell (1987) pokles počtu jedinců u rodu *Euglossa*. Oproti spojitému pralesu byly početnosti nižší sestupně ve 100 ha, 10 ha i 1 ha fragmentu lesa. Naopak pro zástupce rodu *Eulaema* tento pokles nebyl zaznamenán. Druh *Eulaema mocsaryi* vykazoval nejvyšší abundance ve vytěžených plochách a nejnižší v kontinuálním porostu i fragmentech lesa.

Jako u dalších proměnných je i vliv velikosti plochy na hustotu populace dán vlastnostmi druhu a velkou měrou jejich demografií – natalitou, mortalitou, imigrací a emigrací (Collinge 2009). Poslední dvě souvisí s mírou izolace/konektivity stanovišť.

Míra izolace vs. konektivita stanovišť

Izolace stanovišť může výrazně ovlivnit ekologické procesy probíhající v samotných fragmentech a v prostředí mezi nimi, zejména rozptyl druhů a perzistenci populací (Collinge 2009). Izolovanost stanovišť je výslednicí vzdálenosti, charakteru okolního prostředí stanovišť a pohybových schopností druhů. Izolace ovlivňuje zvláště populační dynamiku a tok genů konkrétních druhů a vliv na celkovou diverzitu fragmentů je odvislý od počtu druhů, na které má izolace přímý vliv (Lindenmayer, Fischer 2006). Některé druhy může izolace limitovat v šíření či pohybu mezi stanovišti. Pro 4 z 15 druhů včel z výše zmiňované studie byl 100 m širokým pruh vytěženého lesa významnou bariérou (Powell, Powell 1987). Riziko úmrtí některých druhů stoupá s rostoucí vzdáleností mezi zdroji nebo vhodnými ploškami v krajině (např. Schtickzelle et al. 2006). Nevýhodou tohoto parametru je jeho nesnadné stanovení a výsledky mnohých studií tak dávají protichůdné odpovědi (Collinge 2009).

Tvar plošky, vnitřní prostředí (patch interior) a okrajový efekt (edge effect)

Tvar fragmentu určuje poměr vnitřního prostředí a okrajových ploch a má vliv na druhové spektrum (Collinge 1996). Collinge a Forman (1998) zjistili při porovnávání rozličných typů fragmentovaných prostředí, že vzácné druhy hmyzu s velkým tělem se soustředily ve vnitřním prostředí větších ploch, na rozdíl od těch, kde bylo odstraněno. Velikost vnitřního prostředí rozhoduje o tom, zda jeho druhy budou schopné v něm setrvat. Vnitřní prostředí plošky

je charakteristické odlišnými přírodními podmínkami od okrajů i okolních ploch (Forman, Godron 1981; Sklenička 2003).

Při přechodu lesa v bezlesí dochází k mnohým změnám prostředí s vlivem na společenstva. Tyto změny jsou výslednicí okrajového efektu (Forman, Godron 1981). Ten konkrétně u lesních fragmentů zahrnuje změny fyzikálních gradientů (např. vlhkost, teplota, světelné podmínky) ekologických procesů (např. predace, disperze semen vegetace) a druhového složení v blízkosti okraje fragmentu (Laurance et al. 2002). V důsledku změny podmínek se na okrajích fragmentů často vytváří druhová společenstva tyto podmínky preferující (*edge-preffering species*; Magura et al. 2001). U střevlíkovitých brouků (*Carabidae*) prokázali Lövei et al. (2006) negativní vztah mezi počty druhů okrajů a poměru plochy okrajů a velikosti fragmentu. Čím větší je podíl plochy okrajů na celkové ploše fragmentu, tím více se druhy okrajů podílejí na skladbě společenstev.

Matrice (matrix)

Charakter matrice mezi vhodnými stanovišti určuje míru jejich izolovanosti nebo naopak konektivity (Franklin et al. 2002; Laurance et al. 2002). Studie lučních motýlů severní a střední Evropy prokázaly, že matrice tvořená lesem více podporuje migraci lučních specialistů než orná půda (Ockinger et al. 2012). Pokud matrice obsahuje prvky pro druh příznivé, má větší šance jí úspěšně překonat. Takové prvky slouží jako nášlapné kameny (*stepping stones*) a zvyšují konektivitu stanovišť pro daný druh. Pokud mají prvky liniový charakter, mohou sloužit jako koridory pro migraci druhů, kterým vyhovují.

Rozdílnost/podobnost mezi maticí a ploškou určuje také charakter rozhraní mezi nimi. Neochota překročit hranice vhodného stanoviště je doložena u některých zástupců hmyzu, ryb, obojživelníků, ptáků i savců. Naopak některé studie prokazují absolutní propustnost rozhraní (Laurance, Didham, Power 2001; Baguette, Dyck 2007).

Vasconcelos et al. (2006) zjistili, že oproti celistvému lesnímu porostu ukrývaly fragmenty lesa v průměru 85 % druhů kontinuálního porostu, i navzdory rozdílným velikostem fragmentů. Matrice mezi fragmenty a celistvým porostem byla tvořena savanou, v níž mohou sledované druhy nacházet například potravinové zdroje. Zároveň, jak podotýká Debinski (2006), fragmenty v této práci byly v průměru od spojitého lesa cca 300 m, což pro mravence nemusí být nepřekonatelná vzdálenost. V době rojení mají okřídlené samice schopnost letu. Vysoké množství mravenčích druhů může být výsledkem spolupůsobení matrice, pohybových schopností druhů a pravděpodobně dalších okolností.

Koridory

Koridory jsou liniové prvky krajiny různé šířky a mohou usnadňovat pohyb druhů mezi stanovišti/biotopy (Forman, Godron 1981, 1993). O střevlíkovitých broucích (*Carabidae*) je známo, že využívají liniovou vegetaci k šíření nebo shánění potravy. Vedle pozitivní funkce mohou mít biokoridory negativní dopad na společenstva ve smyslu podpory v šíření vysoce expanzivních druhů, např. *Oxythorea funesta* v České republice (Horák et al. 2013a).

Výsledná struktura a kompozice krajiny

Zda jsou zdroje v krajině rozmístěny pravidelně či nikoli má vliv na chování dispergujících druhů. Pohyb v krajině s pravidelně rozmístěnými stanovišti a zdroji je rychlejší a přímější, naopak v krajině s nepravidelným rozmístěním, kde je třeba hledat, je pohyb pomalý a velice křivolaký. Hmyz je pak vystaven většímu riziku predace (Baguette, Dyck 2007).

Pohyb ve fragmentovaném území

Pohyb živočišných druhů ve fragmentované krajině dělí autoři na 3 fáze: emigraci, transfer přes matrici a imigraci. Zda druhy opustí obývané stanoviště, migrují a usadí se jinde je podmíněno charakterem prostředí, schopností druhu aktivně se pohybovat i biologickými interakcemi. Disperzní schopnosti nejsou rovné ani mezi druhy jedné skupiny, ani mezi jedinci jednoho druhu žijícími v rozličném prostředí, ani mezi jednotlivci jedné populace (Baguette, Dyck 2007). U některých druhů je šíření pohlavně předpojaté. Například samičky roháče obecného (*Lucanus cervus*) se chovají více přisedle než samci. Ti jsou schopni přemístění do vzdálenosti 2 km a v době páření aktivují frekventovaně, zatímco samice vykonávají často pouze jeden let do několika set metrů, přičemž samice je ta, která určuje osídlení nových stanovišť (Rink, Sinsch 2007). Větší vzdálenost mezi vhodnými stanovišti tak může negativně ovlivnit úspěšné šíření. Jedinci páchníka hnědého (*Osmoderma eremita*) se chovají ještě více přisedle. 85 % dospělců zůstává na svém rodném stromě. Zbýlých 15 % se od dutin, ve kterých probíhá vývoj, vzdalují nejčastěji do 50 m, přičemž maximální naměřená vzdálenost byla 180 m (Hedin et al. 2008).

Prostorové vnímání druhů

Ve vztahu k ochotě druhu opustit obývanou plošku a migrovat přes matrici pracují Baguette a Dyck (2007) s hypotézou tzv. funkčního zrna (*functional grain*) ve struktuře krajiny. Jeho plošná velikost je definována jako nejmenší možná úroveň, na které je druh schopen

rozeznat prostorovou heterogenitu prostředí. Je tedy druhově specifická. Někteří autoři dokonce uvažují vnitrodruhové rozdíly ve smyslovém vnímání a oponují specificitě druhu (např. Wiegand et al. 1999). Haynes a Cronin (2006) demonstrovali na druhu *Prokelisia crocea* (ostruhovníkovití, *Delphacidae*) žijícím na trávách, že záleží na charakteru rozhraní mezi plochami, na stupni odlišnosti druhé strany a na schopnosti druhu rozhraní rozpoznat.

Nepřímé vlivy fragmentace

Vedle přímého působení na disperzi a chování druhů má fragmentace i nepřímo vliv na další ekologické procesy v ekosystémech. Mnohé druhy hmyzu plní v přírodě důležité funkce opylovačů, predátorů, parazitoidů a dekompozitorů. Fragmentace má skrze přímé působení na jejich chování vliv na vykonávání těchto funkcí a tedy i mnohých mezidruhových interakcí, jako vedlejší produkt (Didham et al. 1996; Kearns, Inouye, Waser 1998). Například v suchých subtropických lesích Argentiny vedla fragmentace k poklesu abundancí i počtu druhů opylovačů v ploškách pod 1 ha a snížila míru opylení rostlin a tvorby semen. Na úkor původních druhů opylovačů byly podpořeny introdukované africké druhy (Aizen, Feinsinger 1994). Podobné výsledky prezentovali Powel a Powel (1987) na včelách (*Euglossini*) ve fragmentech lesů Amazonie. Populace parazitoidů jsou dle nich náchylnější k poklesům populace a vyhynutí, než populace jejich hostitelů. Tento vztah se předpokládá zejména u parazitoidů fytofágního hmyzu (Didham et al. 1996). Kruess a Tscharrntke (1994) toto demonstrovali na příkladu rodu nosatčků (*Col.*, *Curculionidae: Apion*), Klein (1989) na vrubounovitých broucích. Vrubounovití patří do funkční skupiny dekompozitorů. Rozkládají exkrementy, které představují sice pomíjivý, ale na živiny vysoce bohatý zdroj. Vedle poklesu počtu druhů vrubounovitých ve fragmentech v Amazonii byl pozorován prudký pokles jejich rozkladné činnosti.

Doba uplynulá od procesu fragmentace

Odpovědi druhů na výsledek fragmentace s dobou uplynulou od samotného procesu se mění, např. v důsledku probíhající sukcese, se kterou se mění podmínky pro výskyt a udržení populací některých druhů. Doba by měla být brána v úvahu, pokud ji lze zaznamenat nebo určit (Debinski 2006).

Brouci (Coleoptera) a fragmentace lesů

Doposud nejvíce prostudovanou skupinou brouků ve vztahu k fragmentaci lesních porostů jsou střevlíkovití (*Carabidae*; Halme, Niemelä 1993; Lassau et al. 2005; Lövei et al. 2006;

Niemelä et al. 1988, Thacker 1996), zejména společenstva epigeických druhů, které nemají vyvinutá křídla, nebo mají srostlé krovky. Dále byly provedeny studie na několika dalších taxonech, např. vrubounovití (*Scarabaeidae*) v tropech (Klein 1989, Vulinec 2002). V posledních letech stoupl význam studia saproxylických druhů (např. Irmeler, Arp a Nötzold 2010; Jonsson et al. 2005; Olsson et al. 2012; Ranius 2002; Wermelinger et al. 2007).

Velikost plochy a diverzita brouků

Plocha sledovaných fragmentů lesa se napříč studiemi podobně jako u jiných skupin živočichů liší od desetin po tisíce hektarů, např. studie z Kanady mezi 43 ha až 2350 ha (Burke, Goulet 1998), studie z tropů 1 ha, 10 ha a 100 ha (Didham et al. 1998), nebo z Finska 0,5 až 21,5 ha (Halme, Niemelä 1993).

Pokud je přihlédnuto k charakteru zájmové skupiny, zdá se, že diverzita u broučích taxonů obecně s rostoucí plochou stoupá. Sledováno to bylo u pozemních střevlíkovitých brouků (Lövei et al. 2006; Halme, Niemelä 1993).

Při studiu střevlíků jehličnatých lesů Finska sledovali Niemelä et al. (1988) jak se mění společenstva a abundance druhů s plochou fragmentu. V druhové bohatosti menších <5 ha a větších >30 ha fragmentů lesa nebyl rozdíl, naopak početnosti 7 z 9 sledovaných druhů byly v menších fragmentech vyšší. Podobně další studie střevlíkovitých z Finska ukázaly trend vzrůstu počtu druhů s klesající velikostí plochy fragmentu (Niemelä 2001). Spojitý kontinuální porost podporoval nejmenší počet druhů.

Odchyly od hypotézy vzrůstu počtu druhů s plochou bývají vysvětlovány vlastnostmi druhů zjištěných společenstev a změněným prostředím v menších fragmentech. Ve finských studiích byla vyšší diverzita v menších fragmentech vysvětlena přítomností druhů okolního prostředí, pro něž se změněné podmínky v podobě podpory růstu travin stávají příznivější. Pro čistě lesní druhy hypotéza platí. Podobné výsledky byly zaznamenány pro vztah mezi velikostí ploch a populacemi (např. Burke, Goulet 1998; Halme, Niemelä 1993). Počty brouků s dobrými disperzními schopnostmi nestoupají s velikostí fragmentu, naopak počty jedinců s limitovanými disperzními schopnostmi ano (de Vries 1996).

Niemelä (2001) ve své revizi o studiu střevlíkovitých brouků diskutuje o velikosti fragmentu, který by podporoval nenarušená společenstva druhů vnitřního prostředí. Pro společenstva Amazonských pralesů odhadl velikost 500 až 1 000 ha. Pro severoevropské lesy desítky ha.

Izolace

Burke a Goulet (1998) zkoumali lesní druhy střevlíků v Ontariu v Kanadě. Izolované malé fragmenty hostily méně druhů než stejně velké fragmenty v blízkosti kontinuálního lesního porostu. Zde je důležitá disperzní schopnost druhu. Stenotopní druhy střevlíkovitých mají nízkou schopnost šíření přes odlišné prostředí a jsou pravděpodobně závislí na konektivitě jejich stanovišť v rámci krajiny (Niemelä 2001). Příklad pozemního druhu střevlíka *Pterostichus lepidus* poukazuje na možný vliv izolace na jeho populaci. Tento druh je v Nizozemsku nelétavý. Po vypuštění na experimentální plochy o velikostech 1,3 ha a 3,2 ha byli předem označení jedinci v následujících letech schopni reprodukce, ale nebyli schopni překonat vzdálenost 600 m a překážky ve formě dálnice a širokého kanálu (deVries 1996).

Charakter matrice

Pravděpodobnost kolonizace fragmentů lesními brouky závisí na množství proměnných. Např. Jonsell et al. (1999) řadí mezi hlavní determinanty pro hmyz vyvíjející se v plodnicích lesních dřevních hub: letové schopnosti druhu, hustotu populace v okolních lesích, stáří dřevin, charakter plochy mezi lesy a jejich velikost. Při hodnocení diverzity saproxylických druhů brouků zjistili Paillet et al. (2009), že s rostoucím věkem porostů roste i diverzita této skupiny.

Obecné závěry

Fragmentaci stanovišť doprovází spektrum dílčích procesů. Kromě rozčlenění celistvých ploch na více částí, jsou zde úbytek plochy, izolovanost/konektivita, změna fyzikálních podmínek, vznik okrajů a všechny tyto jevy spolupůsobí na biotu. Nemá zřejmě důležité sledovat pouze počty druhů v daných plochách, ale i charakter okolních ploch a okrajů, míru izolace, druhovou skladbu a podrobnosti o vlastnostech nalezených druhů, např. jaký je ve vzorku podíl generalistů/ vzácných druhů, zastoupení funkčních skupin apod. (viz Lövei et al. 2006; Niemelä 2001).

Z dostupných studií je možné generalizovat dva obecné závěry o vlivu fragmentace na organismy. Ztráta stanovišť, která doprovází proces fragmentace, má vždy negativní efekt na biodiverzitu, zatímco fragmentace sama o sobě má spíše menší vliv na biodiverzitu, jak pozitivní, tak negativní (Fahrig 2002). Na krajinné úrovni může prostřednictvím nově vzniklých stanovišť fragmentace biodiverzitu zvýšit (Franklin et al. 2002). Z pohledu nějakého taxonu obývajícího stanoviště má fragmentace dopad spíše negativní. Prostřednictvím úbytku vhodných ploch a jejich izolace snižuje druhové spektrum

a početnosti zájmové skupiny. Okolní matrice má tím větší negativní dopad na sledované druhy, čím více se liší svým prostředím od fragmentů (Franklin et al. 2002).

2.3 Vliv proměnných struktury porostu

Význam struktury porostů

Struktura porostu, vertikální i horizontální, ovlivňuje široké spektrum vlastností porostu, jako je produkce biomasy nebo podpora biodiverzity. Horizontální i vertikální struktura jsou podmíněny heterogenitou, zejména druhové skladby dřevin a ne/přítomností druhů podrostu (Gadow et al. 2012, Tews et al. 2004). Z pohledu bezobratlých tato heterogenita určuje množství stanovišť, úkrytů a potravních zdrojů. Spektrum druhů korun a podrostu se liší (Vodka, Konvička, Čížek 2009).

Dřevinná skladba

Se zvyšujícím se počtem druhů dřevin v porostu se zvyšuje množství nabízených nik pro různé druhy brouků. Pro biodiverzitu má velký význam dub a buk, dále lípa, habr, topol a borovice (Jankovský et al. 2006). V rámci Evropy hostí největší počet druhů duby (Vodka, Konvička, Čížek 2009). Dle autorů je na duby vázáno cca 550 druhů saproxylických brouků.

Otevřenost korunového patra

Otevřenost korunového patra ovlivňuje především množství světla pronikajícího dovnitř porostu, teplotu, pohyb vzduchu a vlhkostní podmínky uvnitř porostu (Vyskot et al. 1962). Tyto podmínky spoluutvářejí stanoviště a ovlivňují druhové spektrum brouků. Například nároky na světelné podmínky se napříč skupinami i druhy liší. Horák a Rébl (2009) sledovali druhová spektra na osvětlených, polostinných a stinných stanovištích. Osvětlená místa podporovala vyšší počet druhů i jedinců než polostinná a stinná. K podobným výsledkům došli Vodka, Konvička a Čížek (2009) při studiu preferencí na duby vázaných druhů v lesích Jižní Moravy.

Mrtvé dřevo v lesích

V posledních několika desetiletích značně vzrostl zájem o studium mrtvého dřeva v lesích a druhů na něj vázaných (např. Irmeler, Arp a Nötzold 2010; Jonsson et al. 2005; Olsson et al. 2012; Ranius 2002; Wermelinger et al. 2007, Speight 1989). Na základě rozšíření znalostí

vazeb mezi druhy a mrtvým dřevem, vyplynula důležitost ponechávání určitého množství mrtvého dřeva v porostech pro podporu jejich biodiverzity a nejen jí. Mezi další přínosné funkce ponechaného dříví patří schopnost zadržování vody a tvorba substrátu pro rostliny a houby či jeho ochranná funkce jako opatření proti přemnožení kalamitních škůdců (Pulpán 1999; Doležalová, Horák 2010). Pro saproxylické druhy hmyzu nemá význam jen množství mrtvého dřeva, ale i jeho struktura (mrtvé kmeny s borkou nebo bez borky, pařezy, dutiny, větve apod.), druhy dřevin, ze kterých pochází, poloha (stojící, padlé), velikost (středně tlusté větve apod.) a stádium rozkladu (Speight 1989; Škorpík 1999; Horák 2012). Řadu příkladů druhů a jejich vazbu na mrtvé dřevo uvádí např. Speight (1989) nebo Škorpík (1999). Například mnohé druhy rodu *Ampedus* (*Elateridae*) se vyvíjejí v červeném trouchu listnatých stromů, podobně jako kovařík *Lacon quercus* se vyvíjí v listnatých stromech s červeným trouchem (vlastní pozorování). *Cucujus cinnaberinus*, evropsky chráněný druh lesákovitého brouka, preferuje střední stádium rozkladu mrtvého dřeva (Horák, Chumanová, Hilszcanski 2011). Vedle saproxylických druhů podporuje mrtvé dřevo i další druhy, kterým poskytuje např. útočiště před predátory nebo nepříznivými klimatickými podmínkami (Škorpík 1999). V důsledku diverzifikovaných nároků napříč druhy lze očekávat jejich vyšší diverzitu s větší rozmanitostí mrtvého dřeva (Speight 1989).

Odumřelé dřevo je po půdě druhou nejbohatší nikou lesů (Míchal 1999). Dle Rakušana (1998) může na odumřelých stromech žít cca 1300 druhů hmyzu, z nichž přibližně 2/3 patří mezi ohrožené druhy. V hospodářských lesích ČR byl v letech 2001 - 2004 průměrný objem ponechaného mrtvého dřeva v lese 5,7 m³/ha (Národní inventarizace lesů ČR 2007). Naproti tomu objemy v pralesovitých rezervacích se pohybují mezi 50 – 220 m³/ha ponechaného mrtvého dřeva (Hort, Vrška 1999).

2.4 Disperzní schopnosti brouků

Disperzí je myšlen nekontrolovaný⁴ pohyb z bodu A do bodu B. *Migrace* je druh kontrolovaného často podmíněného pohybu (Wolfenbarger 1946). Přímé měření vzdáleností, které jsou druhy schopné urazit, je v případě brouků metoda omezená pro velké a středně velké druhy, schopné nést značku. U velkých druhů jako jsou *Osmoderma eremita* nebo *Lucanus cervus* lze použít radiotelemetrii (Rink, Sinsch 2007; Hedin et al. 2008). Středně velké druhy však nejsou schopné vysílačku nést. Jejich disperzní schopnosti jsou modelovány

⁴ Nkontrolovaný, tj. nemusí mít konkrétní cíl (Wolfenbarger 1946).

na základě dat ze zpětných odchytů (Ovaskainen 2004). Takové druhy musí být však snadno rozpoznatelné. Nepřímé metody zahrnují odchyt druhů do pastí a odhady disperzních schopností na základě přítomnosti/nepřítomnosti druhu v určité vzdálenosti od stanoviště nebo pomocí molekulárních markerů šíření druhů ve velkoprostorových měřících (Whitlock, McCauley 1999).

Disperzní schopnosti jsou známy zatím pro malý počet druhů. Rozsah pohybu se liší nejen mezi druhy, ale i mezi pohlavím (např. potápníkovití *Dytiscidae*; Lundkvist, Landin, Karlsson 2002) nebo jedinci jedné populace. Větší jedinci v populaci bývají schopni překonávat větší vzdálenosti než menší jedinci, ale neplatí to pro všechny. Lýkožrout smrkový (*Ips typographus*) je schopen denně překonat vzdálenost až 750 m a mimo les je schopen migrovat do vzdálenosti větší 8 km (Botterweg 1982). Jeho chování není podmíněno ani velikostí těla, ani pohlavím. Naopak samci roháče *Lucanus cervus* překonávají větší vzdálenosti v poměru k samicím. Rádus samic, které rozhodují o obsazování nových stanovišť, nepřekračuje vzdálenost 1 km (Rink, Sinsch 2007). Jedinci páchníka *Osmoderma eremita* nebyly pozorováni ve vzdálenosti větší 200 m od rodného stromu (Hedin et al. 2008).

Mezi druhy existují různé strategie pohybu: aktivní (běh, let, plavání), pasivní (unášení vzduchem; např. Botterweg 1982, vodou, zvířaty, lidmi) a kombinace předchozích (Croteau 2010). Ve vztahu k fragmentaci krajiny a schopnostem druhů šířit se přes méně hostinné prostředí je podstatná vzdálenost. Dle uražené vzdálenosti se dá pohyb dělit na disperze krátké (*short-distance*; např. mandelinka *Trirhabda borealis*; Goodwin, Fahrig 2002) nebo dlouhé (*long-distance*). Pro krátké vzdálenosti bývá charakteristická jejich vysoká frekvence, disperze na dlouhé vzdálenosti bývají méně časté, spíše ojedinělé (*single-flights*; Jonsell 1999). I u druhů, pro něž je při pohybu charakteristická vysoká četnost kratších vzdáleností, se vyskytují jedinci, kteří urazí větší vzdálenost. Tito jedinci jsou pravděpodobně ti, kteří dispergují mimo svá stanoviště a hledají nové zdroje, zároveň jsou vystaveni většímu nebezpečí predace. Ukázkovým příkladem je saproxylický druh tesaříka *Rosalia alpina* (*Cerambycidae*). Tesařík je schopen překonat vzdálenosti větší 1,6 km (Drag et al. 2011). U samců byla při studii zjištěna doletová vzdálenost mezi 0 a 634 m a u samic mezi 0 a 1 628 m. Průměr doletové vzdálenosti u samců činil 57 m a medián 21 m a u samic průměr 116 m a medián 25 m. Četnosti delších letů byly oproti krátkým letům nízké. Disperzní schopnosti většího počtu saproxylických brouků se snažili ohodnotit Irmeler, Arp a Nötzold (2010). Jako málo mobilní byly označeny druhy, které se od okraje lesa nevzdálily více než 30 m (např. červotoč *Anobium nitidum*) a jako vysoce mobilní druhy ve vzdálenosti větší 30 m (např. lesklec *Rhizophagus bipustulatus*; Horák et al. 2013).

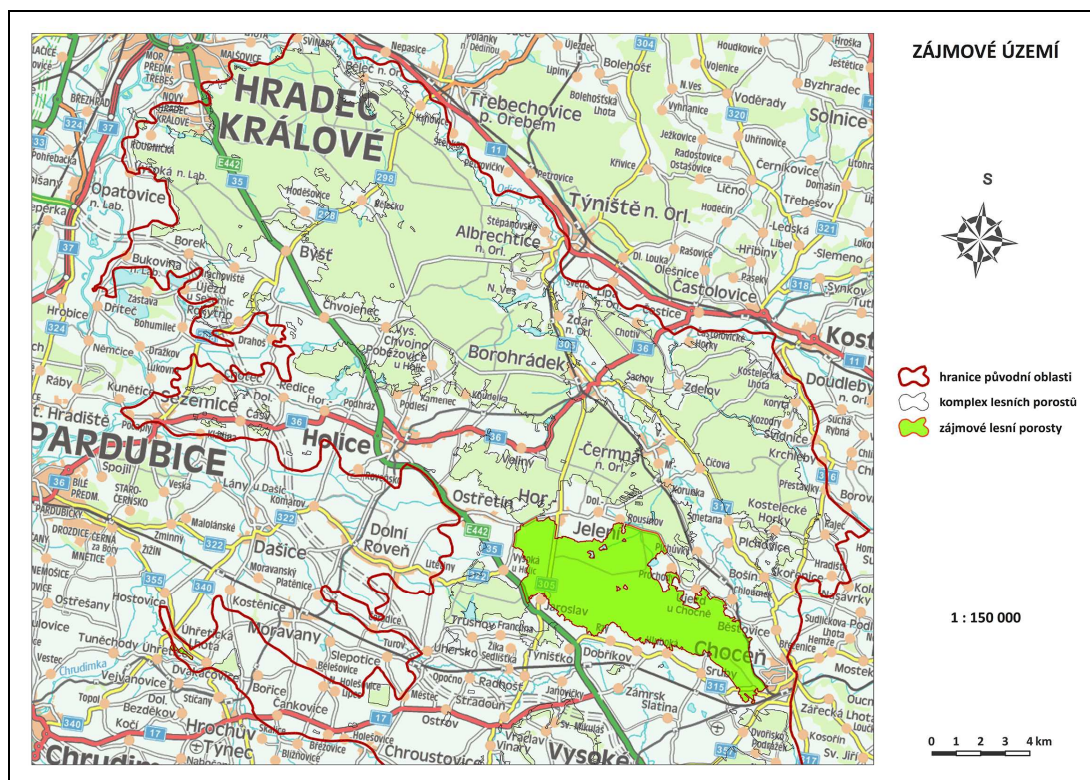
Dle výše uvedených informací se napříč celou čeledí brouků disperzní schopnosti liší. Po přihlédnutí k saproxylickým druhům menšího vzrůstu se zdá být perimetr 500 m limitující hranice disperze (např. Byers 1999; Lundkvist, Landin, Karlsson 2002; Irmeler, Arp, Nötzold 2010).

3 CHARAKTERISTIKA ZÁJMOVÉHO ÚZEMÍ

3.1 Vymezení zájmového území

Zájmové území bylo vybráno na základě předem stanovených kritérií. Cílem bylo nalézt ve východní části přírodní lesní oblasti Polabí (členění dle ÚHÚL) lesní komplex s větším počtem relativně homogenních lesních porostů, co do nadmořské výšky, nízké relativní výškové členitosti, sklonu a expozice svahu a klimatických poměrů z důvodu jejich selekce jako faktorů ovlivňujících diverzitu druhů. Dalším kritériem byla dlouhodobá přítomnost lesů, zjištěná z historických mapových podkladů, a dostatečný počet porostů spadajících do věkové skupiny nad 100 let (viz definice kontinuálního porostu).

Podle uvedených kritérií byla vybrána část rozsáhlého lesního komplexu mezi Hradcem Králové a Chocní. I když byly tyto lesy celkově vyhovující pro hledání vhodných pokusných ploch, byla pozornost zaměřena zejména na jižní část těchto lesů (obr. 1), zcela z praktických důvodů. Celková plocha původního porostu přibližně 178 km² (Loskotová 2010) a velký počet vlastníků lesů, u nichž bylo nutné žádat o souhlas s instalací pastí, nedovolovaly časově ani finančně efektivní sběr dat. Ve Srubech u Chocně (jižní cíp lesů) nám bylo poskytnuto výhodné zázemí pro instalaci pastí a jejich pravidelné vybírání. Rozloha vybraného území mezi Horním Jelením a Chocní čítá přibližně 29 km² lesů. Ze severu je území omezeno silnicí vedoucí z Ostřetína přes Horní Jelení do Újezdu u Chocně. Z porostů byly vyloučeny lesy z okolí rybníku Lodrant. Tyto lesy vystupují s celistvého porostu v podobě „poloostrova“ a náleží k jiné biogeografické oblasti než zbytek porostů.



Obr. 1 - Vymezení zájmového území (podklad: CENIA online)

3.2 Geologie a geomorfologie

Území spadá do hercynské střední Evropy, soustavy Českého masívu, oblasti křídý, regionu české křídové pánve. Horniny vápnitých jílovců a slínovců z období svrchní křídý tvoří povrchové horniny zejména v okrajových částech po obvodu vymezeného území. V centrální části území jsou plošně pokryty kvartérními nezpevněnými sedimenty z období středního pleistocénu, zejména písky a šterky fluviálního původu, ve střední části území navátými písky a v severovýchodní části svrchně pleistocenními nezpevněnými deluvioeolickými hlínami a písky (Česká geologická služba 2004, mapa 1:50 000).

Geomorfologické členění dle Balatky a Kalvody (2006) řadí vymezené lesy k jediné geomorfologické jednotce. Hornojelenská plošina je částí vyšší geomorfologické jednotky subprovincie České tabule. Nadmořská výška sledovaného území dosahuje maximálně 353 m n. m. (Čertův dub). Nejnižší bod dosahuje výšky 265 m n. m. v okolí Lodrantu. Dle morfografické typizace reliéfu Čech (Kalvoda, Balatka 2006) náleží území s lesy k pahorkatinám s nižším výškovým rozpětím. Průměrná nadmořská výška pozvolna narůstá od severozápadu k jihovýchodu.

3.3 Klimatické poměry

Podle Köppenovy klasifikace je území řazeno spolu s velkou částí území republiky do oblasti mírně vlhkého klimatu s rovnoměrným rozdělením srážek během roku a teplým létem (označení Cbf). Dle podrobnější Quittovy klasifikace spadá oblast do klimatické oblasti označené W_2 (Atlas podnebí Česka 2007). W_2 je označení pro teplou oblast s 50 až 60 letními dny, 350 až 400 mm srážek ve vegetačním období, průměrnou teplotou v lednu -2 až -3 °C, průměrnou teplotou v červenci mezi 18 a 19 °C (celkovou charakteristiku klimatické oblasti obsahuje tabulka 1.

Tab. 1 - Charakteristika klimatické oblasti podle Quittovy klasifikace
(upraveno podle Atlasu podnebí Česka 2007)

Označení klimatické oblasti	W_2
oblast	teplá
počet letních dní	50 - 60
počet dní s průměrnou T nad 10 °C	160 - 170
průměrná lednová T (°C)	-2 - -3
průměrná červencová T (°C)	18 - 19
průměrná dubnová T (°C)	8 - 9
průměrná říjnová T (°C)	7 - 8
počet dní s mrazem	100 - 110
průměr srážek v zimním období (mm)	200 - 300
průměr srážek ve vegetačním období (mm)	350 - 400
počet dní se sněhovou pokrývkou	40 - 50
počet zatažených dní	120 - 140
počet jasných dní	40 - 50

3.4 Hydrologie

Voda z celého území je prostřednictvím řek Loučné a Orlice odváděna do Labe. V ploše porostů probíhá rozvodí II. řádu. Oblast severně od rozvodnice je Prochodským potokem, dále Čermnou a dalšími krátkými toky odvodňována do tiché Orlice, která se spolu s Divokou Orlicí spojuje v Orlici, levostranný přítok Labe. Na jih od rozvodnice teče voda krátkými toky do Loučné, levostranného přítoku Labe.

Téměř celé území kromě nejzápadnější části připadá k oblasti Východočeské křídly přirozené akumulace vod. V lesích jsou vymezena ochranná pásma vodních zdrojů prvního stupně a druhého stupně severně od Dobříkova a mezi Jaroslaví a Horním Jelením. Současně jsou zde vymezena pásma hygienické ochrany vod (PHO) prvního a druhého stupně (CENIA online).

3.5 Půdy

Půdní pokryv pod lesními porosty je tvořen mozaikou různých forem kambizemí, pararendzin, pseudoglejů a podzolů. Kambizemě se táhnou v omezených plochách přibližně středem podél delší osy porostů. Na ně navazují pseudogleje a místy pararendziny. Ve vlhčích místech jsou vyvinuty oglejené formy a v místech výraznějších potoků a vodních ploch gleje.

V jižní části jsou vyvinuty převážně pararendziny oglejené (PRg), místy doprovázené pararendzinou kambickou a pseudoglejem dystickým (PGd). Dále na severovýchod tvoří podklad lesů kambizem arenická (KAr) s glejovou formou v okolí vodních toků. Na kambizem arenickou navazuje kambizem dystická (KAd), doprovázená v plochých částech podzolem arenickým (PZr) a oglejeným (PZg). Plošně větší území se zastoupením podzolů se nachází v severní části vymezeného území, v povodí Prochodského potoku, mezi rybníkem Svatba a Horním Jelení (Půdní mapa 1: 50 000, ČGS).

3.6 Biogeografie oblasti

Fytogeografie

Na území zasahují dvě fytogeografické oblasti, i když jedna pouze okrajově. Plošně rozsáhlejší oblast Českomoravského mezofytika se zde vyznačuje suprakolinním výškovým vegetačním stupněm a v rámci republiky tvoří přechod mezi teplomilnou a chladnomilnou vegetací. Okrsky, nižší jednotky členění, sem zasahují celkem tři. Chvojenská plošina zaujímá téměř celou plochu zájmového území, Litomyšlská pánev jeho jižní část. Okrsek Pardubického Polabí přiléhá k Chvojenské plošině v západní části území a patří k druhé fytogeografické oblasti. Českému termofytikum zde charakterizují teplomilné druhy vegetace a kolinní výškový vegetační stupeň (Skalický 1988, Slavík 1988, Národní geoportál INSPIRE).

Zoogeografické členění

Celé území České republiky spadá do Palearktické oblasti náležející k Holarktické říši. Zájmové území leží v českém úseku provincie listnatých lesů v Eurosibiřské podoblasti (Buchar 1983).

Biogeografické členění

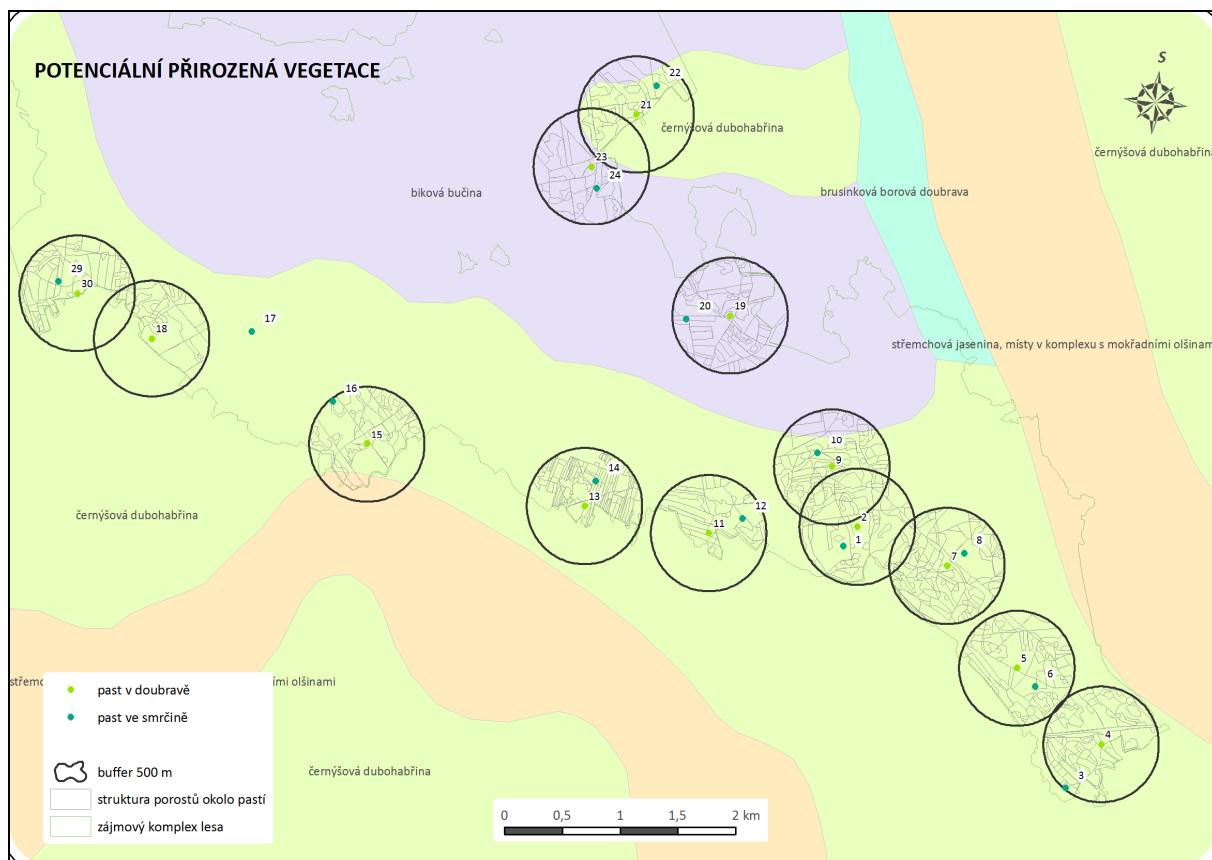
Dle individuálního členění Culka (1996) spadá téměř celé území do Třebechovického bioregionu (označení 1.10), hercynské podprovincie, provincie středoevropských listnatých

lesů. Po jižním okraji lesů vede hranice s bioregionem Chrudimským (1.71), který zasahuje do plochy lesů v okolí rybníku Lodrant a na malé ploše v blízkosti obce Rzy.

Pro lesní porosty je na místě charakterizovat oblast na úrovni typologického členění biochor (Culek et al. 2005), které v sobě zahrnují charakteristiky klimatu, georeliéfu, substrátu i půdního podkladu a bioty – hlavně vegetace. Přehled biochor území poskytuje tak kompletní představu o podmínkách cílových lesních porostů. Biochor je zde zastoupeno celkem 7 typů, šest biochor 3. vegetačního stupně (dále v. s.) a jedna 4. v. s. (AOPK online).

Pro *Rozřezané plošiny na zahliněných štěrcích* 3. v. s. (označení 3BN) je v oblasti typická třebechovická varianta potenciální přirozené vegetace. Dubohabřiny, které tvoří základní typ biochory, jsou zde nahrazeny acidofilními bikovými bučinami (*Luzulo-Fagetum*) a v místech, kde jdou slíny blíže povrchu, květnatými strdivkovými bučinami (*Melico-Fagetum*). Segmenty *Pahorkatin na slínech* 3. v. s. (3PB) v oblasti lemují úzký okraj plošiny, jak je pro ně v této oblasti typické. Potenciální přirozenou vegetaci představují hercynské černýšové dubohabřiny (*Melampyro nemorosi-Carpinetum*). Typ *Plošiny na zahliněných písčích* 3. v. s. (3RN) v oblasti přiléhá k předchozímu typu. Třebechovický bioregion patří k bioregionům s největším plošným zastoupením tohoto typu, celkem 69 km². Výšková členitost v rámci segmentu může dosahovat několik desítek metrů. Pro typ 3RN typické Acidofilní bikové doubravy (*Luzulo albidiae-Quercetum petraeae*), které na svazích a v terénních depresích přecházejí v hercynské černýšové dubohabřiny, jsou v oblasti doprovázeny bikovými bučiny (*Luzulo-Quercetum*), podobnými polonským podmáčeným bukovým doubravám, s dominancí ostřice třeslicovité. Typ *Vlhké plošiny na kyselých horninách* 3. v. s. (3Ro) je vymezen na mírných podmáčených svazích v povodí Prochodského potoku a Čermné. Vegetační varianta hercynských nížin je zde reprezentována bezkolencovými doubravami (*Molinio arundinaceae-Quercetum*), které na sušších místech přecházejí do lipových doubrav (*Tilio-Betuletum*). Typ biochory 3 RB – *Plošiny na slínech* 3. v. s. je vázán na vyšší a chladnější okraje nížin v Polabí a Podbeskydí, v jejich severních a východních částech. V oblasti je zastoupen dvěma segmenty ve středu lesního celku. Leží na oglejených podzolech a oglejené pararendzině. Potenciální přirozenou vegetaci představují hercynské černýšové dubohabřiny (*Melampyro nemorosi-Carpinetum*). *Plošiny štěrkopískových teras* 3. v. s. (3RU) mají v rámci republiky největší zastoupení v Třebechovickém regionu (celkem 79 km²). V zájmových lesích je typ 3RU soustředěn do severovýchodní části. Typické jsou pro něj vlhčí a chladnější okraje nížin, často v blízkosti větších řek. Reliéf je tvořen rovnými akumulacími plošinami s mírnými svahy při okrajích. Substrát je tvořen málo zahliněnými a kyselými kvartérními písčky a štěrkopísky. Potenciální

přirozenou vegetací je mozaika bikových doubrav s brusinkovými borovými doubravami (*Vaccinio vitis-idaeae-Quercetum*). V současné dřevinné skladbě typu převažuje borovice lesní s příměsí smrku. U lesních okrajů je častý dub. Poslední typ *4BB – Rozřezané plošiny na slínech 4. v. s.* je v lesích zastoupen jedním segmentem v jihovýchodní části lesů, kde tvoří úzký okrajový lem strmějšího svahu. Potenciální přirozenou vegetaci představuje mozaika bučin (Culek et al. 2005, obr. 2).



Obr. 2 – Potenciální přirozená vegetace (podklad: AOPK online)

3.7 Význam oblasti z pohledu ochrany přírody

Celý lesní porost patří k migračně významným územím. Skrze jeho střed vede dálkový migrační koridor. V západní části zasahuje do území biocentrum nadregionálního významu Uhersko, na nějž by mělo na severu jeho území navazovat lokální biocentrum. Druhé lokální biocentrum je plánováno uprostřed lesů mezi Újezdem u Chocně a Dobříkovem. Spojeno s ostatními biocentry by mělo být biokoridorem nadregionálního významu. V celém porostu je jedno maloplošné chráněné území přírodní památka Pětinocha, kde je předmětem ochrany

stejnomený rybník s nelesními mokřadními společenstvy, má rozlohu cca 3 ha (AOPK online).

3.8 Obecná charakteristika lesních porostů

Sledované lesní porosty patří k hospodářsky využívaným lesům. Vlastnická struktura je následující: na cca 61 % plochy hospodaří stát, necelých 18 % plochy spravují města a 21 % fyzické osoby. Téměř v celé ploše vyjma cca 2 ha jsou lesy jednoetážové (ÚHÚL online). Převážná většina porostů v oblasti je tvořena borovicí, dubem a smrkem. Příměsi dřevinné skladby tvoří modřín, jedle, bříza, buk, olše, jasan, a habr. Bříza, buk, modřín a olše tvoří ojediněle samostatné porosty.

Podle vertikálního gradientu jsou v území dva lesní vegetační stupně. Bukodubový lemuje celý jižní a celý severní okraj porostů. Dubobukový stupeň se táhne od východu směrem na Z a SZ mezi pásy předchozího stupně (ÚHÚL online, Plíva 1987). Podle mapy potenciální přirozené vegetace by za předpokladu omezení vlivu činnosti člověka převládly v území Černýšová dubohabřina (*Melampyro nemorosi* - *Carpinetum*) a Biková bučina (*Luzulo-Fagetum*; Neuhäuslová, Moravec 1997).

Dle mapování lesních typů v oblasti převládají plošně uléhavá kyselá dubová bučina (označení 3I) a kyselá jedlová doubrava (2P). Významně je doplňují chudá buková doubrava (2M), vlhká dubová bučina (3V) a vlhká buková doubrava (2V), menší mírou pak další typy bukových doubrav a dubových bučin (*Querceto-Fagetum*; ÚHÚL online).

Podle Katalogu biotopů (Chytrý, Kučera, Kočí 2001) byly v území identifikovány plochy rozšíření přírodních biotopů. Rozprostírají se zejména v jižní části lesního komplexu, při celém jeho jižním okraji a roztroušené malé plochy uvnitř porostů. Zastoupené biotopy jsou L7.2 *Vlhké acidofilní doubravy*, L7.1 *Suché acidofilní doubravy*, L3.1 *Hercynské dubohabřiny*, L7.3 *Subkontinentální borové doubravy*, L5.1 *Květnaté bučiny*, L5.4 *Acidofilní bučiny*, L2.2 *Údolní jasanovo-olšové luhy*, L1 *Mokřadní olšiny*. Patří mezi ně většina listnatých porostů nad 100 let, které jsou předmětem zájmu této práce.

4 METODY A DATA

Podkladová data pro hodnocení vlivu fragmentace a kontinuity lesních porostů poskytly ortofotografické snímky území z roku 2012 (ČÚZK online), porostní mapy, hospodářské knihy, terénní průzkum a entomologický materiál chycený v předem definovaných plochách lesního komplexu. Zároveň se sběry brouků byly v terénu pro zájmové porosty zaznamenány další charakteristiky popisující strukturu lesního porostu v místech pastí. Analytické zpracování a ověření/vyloučení vztahu mezi diverzitou brouků a všemi proměnnými bylo provedeno běžnými statistickými metodami.

4.1 Porostní mapy a hospodářské knihy

Lesní zákon č. 289/1995 Sb. ukládá vlastníkům lesů/správcům státních lesů vypracování Lesních hospodářských plánů (LHP) nebo Lesních hospodářských osnov (LHO) dle výměry vlastněných/spravovaných lesů. Součástí LHP jsou textová část, hospodářská kniha a lesnické mapy v měřítku 1:10 000. Textová část obsahuje všeobecné údaje, zhodnocení přírodních poměrů, zhodnocení stavu lesa a dosavadního hospodaření, údaje oblastního plánu rozvoje lesů, definování hospodářských cílů vlastníka a stanovení jeho hospodářského záměru apod. Hospodářská kniha obsahuje informace o stavu lesa, tabulku ploch, návrh hospodářských opatření pro nejnížší jednotky rozdělení lesa, dále informace o dřevinné skladbě jednotek v %, stáří, ploše porostu apod. Z lesnických map je podstatná porostní mapa, nesoucí grafickou informaci o prostorové struktuře porostu a jeho stáří.

K hodnocení vlivu fragmentace a kontinuity lesa na společenstva brouků v lesních porostech bylo potřeba grafické znázornění struktury porostů pro stanovení velikosti ploch, informace o stáří porostů a jejich okolí a dřevinné skladbě. Pro vlastníky lesů jsou tyto údaje citlivé, proto byly informace o lesních porostech kategorizovány a využity pouze ve statistických analýzách.

4.2 Výběr sběrných ploch – kontinuální a nekontinuální porosty

Protože zájmovou skupinu představuje celý taxon *Coleoptera*, nebylo možné označit konkrétní stanoviště a bylo pracováno s biotopem starých dubových lesů. Dubové porosty, přestože byly uměle vysázeny, představují přirozenou složku prostředí, neboť odpovídají místním podmínkám i potenciální přirozené vegetaci území (Neuhäselová, Moravec 1997). K potenciálně přirozeným lesům v území patří i bukové porosty. V rámci lesního komplexu jsou situovány ve spojitém pásu na severovýchodním svahu táhnoucím se od Chocně na sever. Ve zbylé části porostů tvoří buky spíše příměsi v druhové skladbě. Pro zvolenou metodiku je jejich výskyt nedostačující.

Téměř v celé ploše zájmového území jsou lesy přítomny minimálně 240 let (Loskotová 2010). Za kontinuální porosty byly stanoveny dubové lesy staré 100 let a více let. Jako kontrolní k nim byly vybrány smrkové porosty stejného stáří, protože v oblasti reprezentují složku nepřirozenou. V území bylo nalezeno celkem 15 dvojic ploch a nainstalováno 30 pastí.

4.3 Sběr brouků do nárazových pastí

K odchytu hmyzu byly použity nárazové pasti (obr. 3), umístěné do volného prostoru mezi stromy. Výběr konkrétního typu, tj. volně stojící nárazové pasti, sledoval hlavní kritérium: past nesmí zvýhodňovat žádnou proměnnou na úkor ostatních. Například kmenové pasti, tj. pasti přímo připevněné ke kmeni, podporují faktor té konkrétní dřeviny. Oba typy pastí jsou schopné zachytit srovnatelný počet druhů lesních brouků (Hyvärinen, Kouki, Martikainen 2006). Pro podobné studie jsou častěji používány zemní pasti. Ty jsou však schopné zachytit hlavně druhy pohybující se po povrchu půdy, proto nebyly použity. Epigeické druhy patří mezi nejčastěji studované ve vztahu k podmínkám prostředí lesních porostů, zejména zástupci čeledi *Carabidae* (viz výše).

Každá past se skládala ze dvou dílů průhledného plexiskla, plátěného trychtýře, sběrné nádoby a stříšky. Připevněna byla ke dvěma kovovým tyčím zaraženým do země, cca 50 cm hluboko. Výška pasti při horní hraně (stříška) činila 2 m. Zkřížená plexiskla tvoří čtyři sektory tak, aby byl zachycen hmyz letící ze všech směrů. Rozměr plexiskla 400 x 500 mm poskytl nárazovou plochu 0,2 m² v každém směru. Po nárazu do plexiskla padal zachycený hmyz trychtýřem do sběrné nádoby, vytvořené z 2 l PET lahve. Každá nádoba obsahovala solný roztok v poměru 1 kg kuchyňské soli na 5 l vody. Do roztoku bylo přidáno malé množství jaru pro porušení ochrany hmyzu proti smáčivosti. Centimetr pod okraj nádoby byly

pro případ silnějších dešťů vytvořeny malé odtokové otvory. Na 30 pastí připadlo 15 l roztoku. Solný roztok uchovává hmyz v dobré kvalitě. Další výhodou je jeho pasivita, tj. aktivně neláká hmyz. Na všechny pasti byla nalepena cedulka s informacemi pro veřejnost.



Obr. 3 - Názrazová past ve smrkovém porostu

Instalace pastí proběhla 31. 3. 2011. V této době začíná hlavní entomologická sezóna, cílem bylo zachytit druhové spektrum v jejím celém rozsahu. Celkem bylo v lesích rozmístěno 30 pastí, 15 v dubových porostech a 15 ve smrkových porostech. Každá past byla zaměřena pomocí GPS a očíslována. Nejníže byla nainstalována past číslo 15, dubový porost 268,6 m n. m. Nejvýše umístěná past měla číslo 8, smrkový porost 355,5 m n. m. Průměrná nadmořská výška pastí 312,92 m n. m. je téměř totožná s mediánem 312,95 m n. m.

Výběr obsahu sběrných nádob probíhal v intervalu 3 týdnů. Tento interval je kompromisem mezi běžně aplikovaným dvoutýdenním intervalem, který slouží k zachycení vztahu hmyzu k fenofázím (např. Procházka 2011) a měsíčním intervalem. Nevýhodou měsíčního intervalu mohou být intenzivní srážkové události, při kterých může dojít k naředění roztoku, popřípadě přelití sběrné nádoby, nebo dlouhodobé sucho a následný výpar roztoku. Při naředění roztoku hrozí zahnívání a rozpad obsaženého hmyzu. V úvahu byla vzata též

vzdálenost oblasti od bydliště. Při sběru byl hmyz z každé pasti přelit i s roztokem do litrové lahve, označené číslem pasti a datem sběru. Mezi instalací pastí 31. 3. a 25. 9. 2011, kdy byly pasti z porostů odstraněny, proběhlo 8 výběrů. Celkem bylo z předpokládaných 240 vzorků získáno 238. Jedna past byla při prvním sběru nalezena pohozená nedaleko místa původní instalace. Kovové tyče nebyly nalezeny. O druhý chybějící vzorek se s největší pravděpodobností postarala lesní zvěř. Past nebyla zničena, ale sběrná nádoba byla stržena. Z tohoto důvodu nebyly dvě dvojice pastí zahrnuty do statistických analýz.

Třídění a determinace

Z jednotlivých nádob byl následně hmyz vyjmut, dle morfologie těla roztríděn do taxonomické úrovně čeledí a uložen do uzavíratelných zkumavek s roztokem 70% lihu a octa, v poměru 10:2. Každá zkumavka byla označena datem sběru, číslem pasti a čeledí, jejíž zástupce obsahuje. V této podobě byl materiál předán odborníkům na jednotlivé skupiny k determinaci. Nazpět byly obdrženy tabulky s cílovými daty, většinou do taxonomické úrovně druhu.

4.4 Stanovení parametrů k hodnocení vlivu fragmentace porostu na diverzitu brouků

Úroveň hodnocení fragmentace

Pro hodnocení vlivu fragmentace na brouky byla vybrána dle dělení McGarigala a Cushmana (2002) úroveň plošek a širšího okolí (patch-landscape). Plošky jsou reprezentovány etážemi starých dubových porostů a širší okolí těchto ploch je tvořeno dubovými, borovými a smrkovými porosty různého stáří.

Prvotní zaměření na diverzitu celého taxonu Coleoptera vyplývá ze snahy zjistit obecnější odpovědi pro hospodářské lesy. Informace získané zkoumáním jednoho druhu jsou sice unikátní, ale přesné pouze pro onen druh a výpovědní hodnota takových informací o společenstvech vyššího taxonu je nízká. Detailní studium každého druhu daného taxonu je časově i finančně velmi náročné. Pro porovnání, v pastech instalovaných pro účely získání entomologických dat do této práce, bylo zachyceno cca 11 000 kusů brouků, determinováno bylo 350 druhů z 55 čeledí. Dilema mezi zaměřením na jeden druh nebo skupinu není dodnes mezi autory vyřešeno (Lindenmayer, Fischer 2006).

Za účelem získat obecnější informace o vlivu fragmentace na diverzitu brouků dubových porostů, byly proměnné nejprve vztaženy k celému řádu *Coleoptera* (proměnné N_{Sp} , $Abun_{Sp}$), poté k čeledi kovaříkovitých (*Elateridae*; proměnné N_{Sp_Elat} ,

Abun_Elat) vybrané dle charakteru sebraných entomologických dat, tato čistě taxonomická skupina byla porovnána s ekologickou skupinou saproxylických druhů (proměnné N_Sp_Spx, Abun_Spx), hodnocení potenciálních indikátorů kontinuity nebylo z důvodů nedostatečné základny dat možné. Druhy s potenciálem indikace byly nalezeny v malých početnostech, často jen v jednom kuse.

Stanovení míry fragmentace porostů

K hodnocení vlivu fragmentace lesních porostů na diverzitu brouků dubových etází byla použita výsledná struktura porostů, která je výsledkem hospodářského využívání lesů za posledních přibližně 240 let. Ztráta ploch sledovaných biotopů, která proces fragmentace doprovází (Collinge 2009) nebyla do hodnocení zahrnuta z důvodu chybějícího srovnání stavu před změnami druhového spektra lesních porostů, které pravděpodobně proběhly na konci 18. století (Sádlo et al. 2008). Podle teorie ostrovní biogeografie (McArthur, Wilson 1967) byla jako základní proměnná použita velikost plošky (AREA), ve které byla umístěná past. Vzdálenost od nejbližší stoleté dubové etáže (NN_Dist) byla stanovena jako parametr popisující izolovanost/konektivitu kontinuálních plošek. Vzdálenost od bezlesí (BZ_Dist) byla stanovena pro zhodnocení výskytu nelesních druhů. Pro tyto parametry byly vysloveny následující hypotézy (dále H):

H 1: S rostoucí velikostí plošky stoupá počet druhů brouků společenstev starých doubrav.

H 2: S rostoucí vzdáleností od nejbližšího porostu srovnatelné kvality klesá počet druhů společenstev listnatých lesů.

H 3: S rostoucí vzdáleností od bezlesí se ustaluje variabilita druhů mezi dubovými porosty.

Pro hodnocení podobnosti/kontrastu okolní matrice v okolí pastí v dubových porostech byly v okolních 80 ha (buffer 500 m) rozděleny porosty do 6 kategorií představujících kombinaci druhové skladby dřevin a stáří porostu. První kategorie (ozn. 1) zahrnuje plochy bezlesí a paseky. Do druhé kategorie (ozn. 2) byly sdruženy všechny mladé porosty ve věku od 1 roku do 40 let. Třetí kategorie (ozn. 3) slučuje všechny porosty jiné než dubové ve věku 41-100 let. Dubové porosty obdobného stáří tvoří kategorii čtvrtou (ozn. 4). Do páté kategorie (ozn. 5) byly sloučeny smíšené porosty s převahou dubu a věkem nad 100 let. Šestá kategorie (ozn. 6) má nejvyšší hodnotu a představuje dubové lesy starší 100 let. Podobnost etází klesá sestupně od kategorie 6 (porost shodný) po kategorii 1 (porost odlišný). Prahové hodnoty věku byly stanoveny podle literatury zaměřené na diverzitu taxonů v hospodářsky

využívaných lesích a lesích ponechaných svému vývoji, s ohledem na hmyz a brouky. Podle hodnocených studií došli Paillet et al. (2009) k závěrům, že mezi hospodářsky ne/využívanými lesy je rozdíl v diverzitě malý a mírně se zvyšuje se vzrůstajícím věkem porostů. Proto byly výsledky studie použity v metodice i s případným rizikem chyb. Jako zcela odlišné jsou označeny veškeré smrkové a borové porosty. Nakonec bylo stanoveno procentuální zastoupení kategorií v ploše bufferu okolo pastí s poloměrem 500 m. Velikost bufferu byla stanovena na základě výše citované literatury (např. Horák et al. 2013) a osobní konzultace s Ing. Jakubem Horákem, Ph.D.

Pro zjednodušení hodnocení vlivu popsanych proměnných byly pro každou z nich vytvořeny tři kategorie. Jejich přehled shrnuje tabulka 2.

H 4: S větší podobností matrice v okolí pastí diverzita v dubových porostech stoupá.

Tab. 2 – Dělení proměnných na kategorie

	jednotka	kategorie		
proměnná		1	2	3
AREA	ha	2 a více	1-2	0-1 ha
No_P	abs. hod.	1-50	50-100	nad 100
NN_Dist	m	0	20-100	nad 100
Dist_BZ	m	nad 100	50-100	0-50
KAT	vysoké %	bezlesí	odlišné porosty	staré doubravy

Vysvětlivky: *abs. hod.* – absolutní hodnota; proměnná KAT je dělena dle největšího procentuálního zastoupení kategorií výše definovaných.

4.5 Stanovení parametrů pro hodnocení vlivu kontinuity na diverzitu brouků

Kontinuita lesních porostů byla pro hospodářské lesy definována jako dlouhodobá přítomnost potenciální přirozené vegetace. Tuto vegetaci představují v území dubové porosty. Protože se zvyšujícím se stářím porostu roste diverzita unikátních druhů (Paillet et al. 2009), byly za kontinuální stanoveny dubové lesy staré 100 a více let. Jako kontrolní k nim byly vybrány smrkové porosty přibližně stejného stáří. Jako proměnná kontinuity lesních porostů byl zvolen věk porostu (AGE). Přestože mají všechny lesy věk 100 let a více, rozdíl mezi 100 lety a 170 lety nejstaršího zjištěného porostu může mít vliv na závisle proměnné. Také byly porovnány hodnoty počtu druhů (N_Sp) a Shannonův index diverzity (Sh_DI) a velikosti porostu (P_AREA).

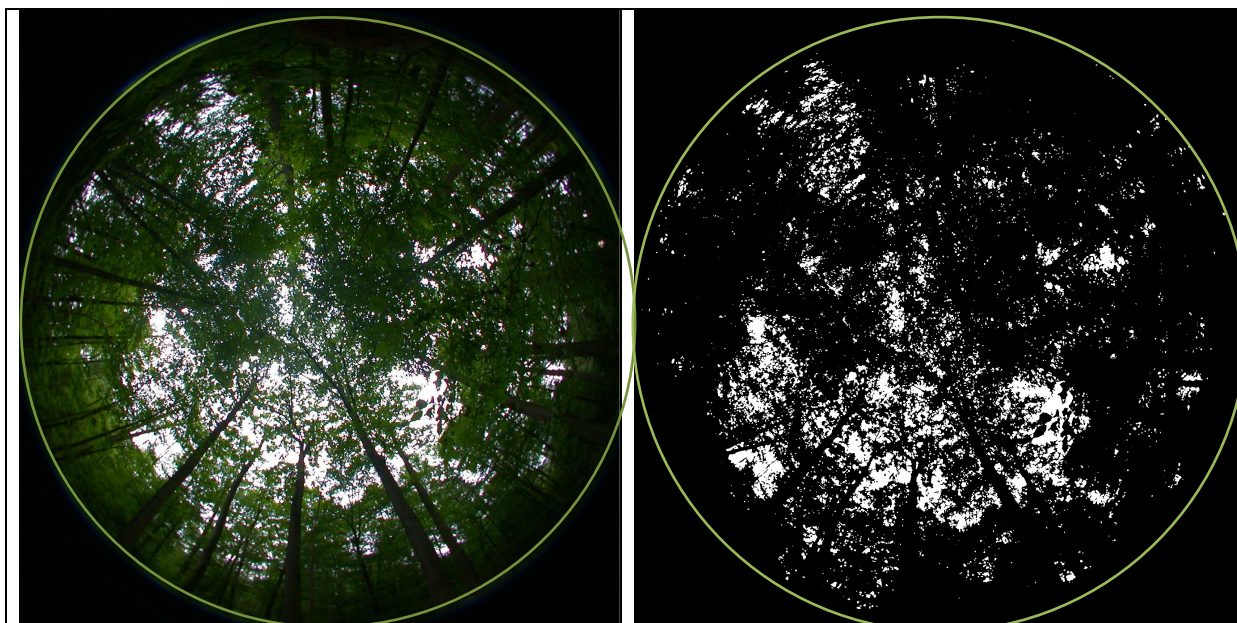
4.6 Další sledované parametry v lesních porostech

Mezi faktory s potenciálním vlivem na druhovou rozmanitost brouků patří i vnitřní struktura samotného porostu. Z tohoto důvodu byla u každé pasti zaznamenána otevřenost korunového patra a v okolním perimetru o poloměru 20 m dále patrovitost porostu, dřevinná skladba a množství mrtvého dřeva. Kromě otevřenosti korunového patra představují hodnoty ostatních proměnných hrubý odhad.

Stanovení otevřenosti korunového patra (canopy openness)

Canopy openness neboli otevřenost korunového patra je definována jako procentuální podíl nebeské hemisféry, která není pokryta vegetací při pohledu z jednoho místa (Jennings et al. 1999). S větší nepokrytou částí oblohy se zvyšuje množství světla dopadajícího dovnitř porostu. Mnozí brouci na množství světla uvnitř porostu reagují (např. Horák, Rébl 2009). Proto byly u každé pasti objektivem s úhlem záběru 180° (tzv. rybí oko) sejmuty snímky korunového patra. *Tree canopy* byla snímána z vršku pasti, proto, aby past nezasahovala do snímku. Fotografování proběhlo 14. července 2011, tedy již za plného olistění v dubových porostech. Při pořizování všech fotografií byla zatažená obloha.

Procentuální podíl otevřenosti korunového patra (C_O) byl stanoven v programu GLA (Gap Light Analyzer, Version 2.0), který je volně dostupný na internetu a hojně používaný mnohými autory ke stanovení otevřenosti stanovišť, množství propouštěného světla přímého i rozptýleného nebo LIA (Leaf Index Area) apod. Program pracuje se snímky v pravých barvách. Pro snímek je potřeba stanovit rozsah snímaného prostoru (kruh) a prahovou hodnotu, na základě které program přiřadí každému pixelu bílou nebo černou barvu podle toho, zda pixel patří nebo nepatří nebeské sféře (obr. 4). GLA neumožňuje exaktní stanovení prahové hodnoty. Objektivní stanovení prahové hodnoty umožňuje program SideLook verze 1.1 (Nobis 2005; Nobis, Hunziker 2005). Z vloženého snímku se stanovuje modus okrajových pixelů (*modus edge value*). Jeho maximální hodnota je prahová hodnota volená v GLA. Pro každé stanoviště byly způměrovány hodnoty vždy dvou vyhodnocených snímků.



Obr. 4 – Ukázka snímku pro hodnocení otevřenosti korunového patra

Patrovitost porostu

Porosty jsou dle ÚHÚL v celé ploše lesního komplexu řazeny k jednopatrovým porostům. Tato skutečnost byla v porostech s pastmi ověřována. Vždy na ploše kruhu o poloměru 20 m (viz výše). Identifikována byla celkem 4 patra: etáž s výškou nad 2 m (ETAZ_%), keřové (E2_%), bylinné (E1_%) a mechové (E0_%). Pokud bylo nějaké patro přítomné, byl zaznamenán odhad procentuálního zastoupení v ploše všech třech plošných úrovních (tab. 3). Vedle klasických pater byl v ploškách odhadnut podíl plochy holé půdy (HP_%). Protože byla patrovitost porostu sledována pouze jako strukturní charakteristika ovlivňující pohyb létajícího hmyzu uvnitř porostu, konkrétní druhy vegetace jednotlivých pater určovány nebyly.

Tab 3 – Ukázka hodnot procentuálního podílu pater na ploše okolo pastí v perimetru 20 m

Trap_Nr	Tree	E2_%	E1_%	E0_%	HP_%	ETAZ_%
1	SM	0	10	60	30	0
2	DB	0	80	0	20	30
3	SM	5	30	0	70	0
4	DB	2	98	0	2	10
5	DB	2	98	0	2	2
6	SM	0	5	5	90	0
...

Trap_Nr = číslo pasti, Tree = hlavní dřevina porostu.

Dřevinná skladba

Druhov \acute{a} skladba dřevin v porostech s pastmi byla zaznamenána jako procentuální podíl plochy korunového patra (tab. 4). Hodnoty byly zapsány pro vedoucí druhy dřevin v podpoře brouků na našem území, které jsou hojné v tamních porostech: dub (DB), buk (BK), smrk (SM), borovice (BO), jedle (JD), bříza (BR), jasan (JS), javor (JV), procenta ostatních druhů byla sčítána do jedné hodnoty (OST). Procentuální podíl dřevin byl hrubě odhadnut v rozsahu 0-100 % s citlivostí 5 % pro čtenější dřeviny a citlivostí 1 % pro jednotlivé příměsy. Počty kmenů jednotlivých druhů nebyly zachyceny.

Tab. 4 – Ukázka hodnot procentuálního zastoupení dřevin v perimetru 20 m okolo pastí

P_20 m		Dřevinná skladba (%)								
Trap_Nr	Tree	SM	BO	JD	DB	BK	BR	JV	JS	OST
1	SM	80	15	0	5	0	0	0	0	0
2	DB	5	5	0	80	3	0	0	0	0
3	SM	80	0	0	15	5	0	0	2	0
4	DB	0	0	0	95	0	0	0	0	0
5	DB	0	0	0	98	3	0	0	2	2
6	SM	90	2	0	5	0	0	0	0	0
...

P_20 m = perimetr 20 m okolo pastí, Trap_Nr = číslo pastí,
Tree = hlavní dřevina porostu.

Odhad množství mrtvého dřeva

Mrtvé dřevo v lesích je považováno za důležitou složku ve vztahu k diverzitě saproxylických brouků (viz výše). V každém porostu bylo odhadnuto množství mrtvého dřeva (DW) v m³ (tab. 5). V obou typech porostů bylo z celkového množství mrtvého dřeva odhadnuté množství dřeva dubového (DW_DB) a smrkového (DW_SM). Vedle množství bylo sledováno, jakým procentem se na něm podílí tenké (průměr do 7 cm; TE), středně tlusté (7-20 cm; STR) a tlusté větve (nad 20 cm; TLU). Dle Národní inventarizace lesů z let 2001 – 2004 (NIL 2007) větve do tloušťky 7 cm na tlustším konci větve (tzv. nehroubí) nejsou počítány do odhadu množství mrtvého dřeva, větve nad 7 cm (tzv. hroubí) ano. Saproxylické druhy však využívají v rámci stromu rozmanité mikrobiotopy včetně tenkých koncových větví (Škorpík 1999).

Tab 5 – Ukázka hodnot množství mrtvého dřeva v okolí pastí v perimetru 20 m

P_20 m		m ³			%		
Trap_Nr	Tree	DW	DW_SM	DW_DB	TE	STR	TLU
1	SM	1	0,95	0	85	5	10
2	DB	0,75	0	0,75	95	3	2
3	SM	1,3	1,3	0	5	5	95
4	DB	0,3	0	0,3	10	30	60
5	DB	0,5	0	0,1	25	10	80
6	SM	1,5	0,3	0	70	25	50
...

P_20 m = perimetr 20 m okolo pastí, Trap_Nr = číslo pastí,

Tree = hlavní dřevina porostu.

4.7 Statistické metody

Pro statistické analýzy byl použit software STATISTICA verze 10.0 firmy Statsoft a pro zjištění prostorové autokorelace dat SAM verze 4.0. Do statistických analýz byly zahrnuty druhy pouze kompletně determinovaných taxonů.

Rozdělení dat

Pro zjištění, zda mají hodnoty normální rozdělení, byl použit Shapiro-Wilkův test normality dat pro celkový počet druhů (All_N_Sp), celkové abundance (All_abun), počty saproxylických druhů (N_Sp_spx), abundance saproxylů (Abun_spx), počty druhů kovaříkovitých (N_Sp_Elat) a pro jejich početnosti (Abun_Elat), pro Shannonův index diverzity (Sh_ID). Data bez normálního rozdělení byla transformována pomocí Box-Coxovi transformace (v programu STATISTICA 10.0).

Shannonův index diverzity

Pro jednotlivé pasti byl v excelu spočítán Shannonův index diverzity (H') jako proměnná α -diverzity brouků dle následujícího vzorce:

$$H' = \sum_{i=1}^S [(n_i/n) * \ln (n_i/n)]$$

kde S je počet druhů, n_i počet jedinců druhu a n celkový počet jedinců.

Prostorová autokorelace dat

Pro data vztažená ke geografickému prostoru vždy existuje možnost jejich ovlivnění polohou. Před samotnou analýzou vybraných proměnných prostředí byla provedena analýza prostorové autokorelace pro celý datový soubor. K tomu bylo použito *Moranovo I kritérium* v programu SAM verze 4.0 (*Spatial Analysis in Macroecology*; Rangel, Filho, Bini 2010). Na lokální úrovni byla použita analýza L.I.S.A (*Local Indicators of Spatial Autocorelation*, Anselin 1995), která vychází z Moranova I. Čím je hodnota Moranova I. blíží nule, tím spíše nejsou data prostorově autokorelována.

Spearmanova korelační matice

Diverzita brouků je výslednicí spolupůsobení mnohých faktorů. Se zvyšujícím se počtem proměnných však stoupá riziko špatného vyhodnocení jejich vlivů na závisle proměnnou. Stupeň závislosti mezi jednotlivými proměnnými byl zjištěn pomocí výpočtu Spearmanových korelačních koeficientů. Z dvojic proměnných se silnou korelací byla pro další statistické analýzy vybrána vždy jedna. Spearmanova korelační matice byla vytvořena pro úroveň hodnocení kontinuity porostů versus ostatní proměnné (Příloha 4) a pro úroveň hodnocení vlivu fragmentace lesních porostů na diverzitu brouků (Příloha 3).

Vícerozměrná analýza dat

Pro zjištění vztahů diverzity a počtu jedinců brouků (závislé proměnné) a charakteristik prostředí (nezávislé proměnné) byl použit *Obecný lineární model (GLM – General Linear Model*; STATISTICA 10.0), ve kterém lze kombinovat kontinuální a kategoriální proměnné. Předpoklad pro normální rozdělení dat byl pro tento model splněn. Jako kategoriální nezávislá proměnná byl zvolen typ porostu (SM-DB jako 0-1 binární hodnota). Pro závislé proměnné - počty druhů a jedinců na úrovních všech skupin, saproxylických brouků a kovaříků byl zjišťován vztah k věku porostu (AGE), velikosti porostu (AREA), množství mrtvého dřeva celkem a v obou typech porostů (DW_mc, DW_DB, DW_SM), jeho struktury (TE, STR, TLU) a patrovitosti porostu (ETAZ, E2, E1, E0, HP).

5 VÝSLEDKY

5.1 Diverzita taxonu Coleoptera v lesních porostech

Úroveň čeledí

Použitou metodou sběru bylo odchyceno celkem 10 993 jedinců z 60 čeledí brouků, což je více než polovina (52 %) z celkového počtu čeledí uváděných pro Českou republiku (Jelínek 1993). Při celkovém součtu kusů za všechna sběrná období dosáhly 3 skupiny nad 1 000 kusů náležejících do jedné čeledi (kovaříkovití *Elateridae*, 2 361 ks, *Nitidulidae* 1 115 ks, *Throscidae*, 2 631 ks). Dvě čeledi téměř dosáhly tento počet (*Latridiidae* 984 ks, *Staphylinidae* 927 ks). Nad 200 ks dosáhly další dvě skupiny (nosatcovití *Curculionidae* 437, kůrovcovití *Scolytinae* 338). Zbytek čeledí byl zastoupen v řádech jednotek, desítek až 184 ks (střevlíkovití *Carabidae*). Seznam čeledí včetně počtu jedinců náležejících k příslušné čeledi obsahuje Příloha 1. Medián počtu kusů v čeledi je 19. Nejčastější hodnota je 1 ks/čeleď (celkem 5 čeledí). Hodnota spodního kvartilu udává 5,5 kusů/čeleď (Q_{25}) a horních 75 % je 93,5 kusů/čeleď. Zástupci přítomní jen v dubových porostech náleželi ke 32 čeledím, zástupci jen ve smrkových porostech náleželi ke 34 čeledím.

Úroveň druhů

Determinací prošlo 5 347 kusů z 52 čeledí⁵. Pro dvě z nejpočetnějších čeledí (*Nitidulidae*, *Throscidae*) se nepodařilo sehnat příslušné odborníky na determinaci. Z toho taxon *Throscidae* je v ČR zastoupen pouze třemi druhy. Při determinaci bylo zachyceno 346 druhů brouků, z toho lze 150 druhů zařadit mezi saproxylické a 20 druhů dle červeného seznamu bezobratlých mezi ohrožené (Farkač, Král, Škorpík 2005). Celkem 60 exemplářů se podařilo zařadit pouze do rodu (celkem 9 rodů). Nejčastější příčinou byly chybějící nebo poškozené určovací znaky pro úroveň druhů. Z celkového počtu druhů uváděného za Českou republiku k roku 2004, tedy cca 6 850 (Jelínek 1993, Hůrka 2005), bylo v pastech zachyceno přibližně 5 %. Kompletně byli určeni zástupci 38 čeledí.

⁵ Označení, jaké čeledi brouků ne/prošly determinací, obsahuje Příloha 1.

Ve smrkových porostech bylo zjištěno 241 druhů brouků, v dubových porostech 260 druhů. Oba typy porostů měly 152 společných druhů. 108 druhů bylo chyceno pouze v dubových porostech a 89 druhů pouze ve smrčinách.

Z plně determinovaných 38 čeledí (327 druhů) bylo celkem 121 druhů chycených pouze v jednom kuse, 41 druhů ve 2 kusech a 27 ve 3 kusech. 229 druhů bylo zastoupeno do počtu 5 jedinců. Od druhů náležejících pouze ke smrkovým nebo dubovým porostům bylo chyceno většinou mezi 1 až 10 kusy. Vyšší počty jedinců jednoho druhu byly zjištěny u *Athous vittatus* 21 ks (*Elateridae*, dubové porosty, v 5 pastech), *Limonium poneli* 38 ks (*Elateridae*, dubové porosty, ve 3 pastech) a u *Strophosoma capitatum* 67 ks (*Curculionidae*, smrkové porosty, v 8 pastech). Naopak druhy společné pro oba typy ploch dosahovaly vyšších početností v desítkách až stovkách kusů. Vůbec nejvyšší abundanci měl se 1 067 kusy kovařík *Athous subfuscus* (*Elateridae*), dále *Corticarina gibbosa* 600 ks (*Latridiidae*) a *Athous zebei* 255 ks (*Elateridae*).

Saproxylické druhy

Ze všech doposud určených druhů patří 151 k saproxylickým. V dubových porostech bylo identifikováno 100 druhů saproxylických brouků, ve smrčinách 119. Oba typy porostů měly 69 společných saproxylických druhů. Druhů chycených pouze v dubových porostech bylo 34, pouze ve smrčinách 51 druhů. Z kompletně určených 38 čeledí bylo saproxylických 130 druhů, z toho bylo 80 v pastech v dubových porostech a 98 ve smrčinách. Pouze v dubových porostech bylo 29 saproxylických druhů a pouze ve smrčinách bylo 38 druhů.

Z Celkových 20 druhů červeného seznamu bylo celkem 12 zařazeno mezi saproxylické druhy. Ve smrčinách bylo 10 ohrožených saproxylických druhů, v dubových porostech 8. Společní ohrožení saproxylickí brouci pro oba typy porostu byly 4 (*Enedreytes sepicola*, *Ampedus sanguinolentus*, *Cyrtanaspis phalerata* a *Silvanoprus fagi*). Pouze v dubových porostech byly 4 druhy (tesaříci *Menesia bipunctata* a *Pedostrangalia revestita*, dřevomil *Isorhipis marmottani* a *Conopalpus testaceus*) a jen ve smrkových 6 druhů (tesařík *Saphanus piceus*, lesák *Cucujus cinnaberinus*, *Serropalpus barbatus*, *Mycetophagus ater*, *Mycetophagus fulvicolis* a *Euplectus decipiens*). Nejvíce rozšířené ohrožené saproxylické druhy byly *Enedreytes sepicola* (*Anthribidae*), zachycen celkem v 10 pastech v 11 kusech, *Cyrtanaspis phalerata* (*Scraptiidae*) v 8 pastech ve 28 kusech a *Ampedus sanguinolentus* (*Elateridae*) v 6 pastech v 6 kusech. Ze saproxylických zástupců bylo 41 singletonních⁶.

⁶ Singletonní druh (*singleton*) - chycen pouze jeden kus..

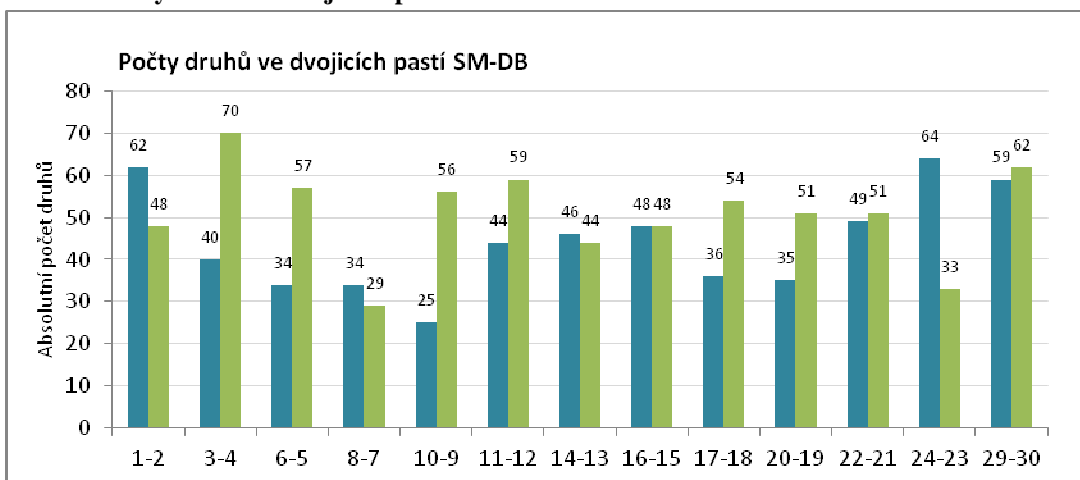
Kovaříkovití (Elateridae)

Ze všech kompletně určených čeledí měli kovaříkovití největší abundance. V pastech byli zastoupeni v 31 druzích, z toho 27 v dubových pastech a 26 ve smrkčinách. Pět druhů bylo chyceno jen v doubravách a 3 pouze ve smrkčinách. Za saproxylické lze označit 12 druhů kovaříků. Ohrožených kovaříkovitých druhů bylo zachyceno 5. Jediný saproxylický druh kovaříka *Ampedus sanguinolentus* patří mezi ohrožené. Ve všech pastech byl chycen pouze jeden druh *Athous subfuscus*, zároveň i druh s nejvyššími početnostmi. Celkem 6 druhů lze označit za singletonní (*singletons*).

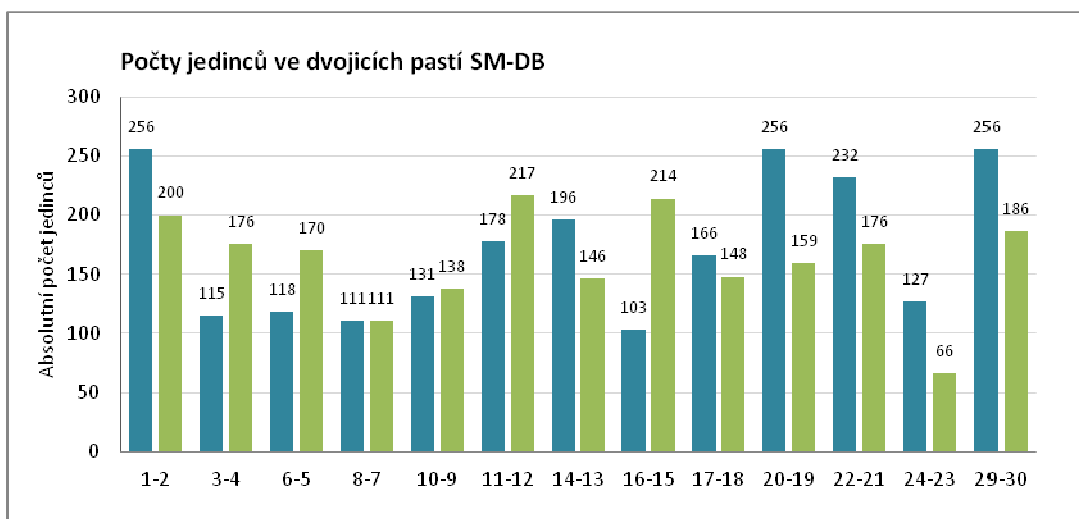
5.2 Porovnání dubových a smrkových porostů z pohledu druhů

Před statistickým hodnocením vlivu kontinuity lesních porostů byly zjišťovány vztahy mezi počty druhů a jedinců ve starých dubových a smrkových porostech. Při jednoduchém porovnání počtů druhů a jedinců dvojic dub-smrk (grafy 1 a 2) je znatelná převaha druhů dubových porostů nad smrkovými u šesti ze 13 dvojic. Největší rozdíl v počtu druhů má dvojice 10-9 (graf 1). V dubovém porostu (past 9) bylo chyceno o 31 druhů více než ve smrkovém. Téměř totožný rozdíl má i dvojice 3-4. V dubovém porostu (past 4) bylo zachyceno 70 druhů brouků, ve smrkovém (past 3) o 40 druhů méně. U dvou dvojic porostů měly druhovou převahu smrkčiny. Ve smrkovém porostu (past 3) bylo chyceno stejně jako u dvojice 10-9 o 31 druhů více než v dubovém (past 4). U dvou dvojic (14-13, 16-15) byly počty druhů téměř srovnatelné.

Graf 1 – Počty druhů ve dvojicích pastí smrk-dub



Graf 2 – Počty jedinců ve dvojicích pastí smrk-dub



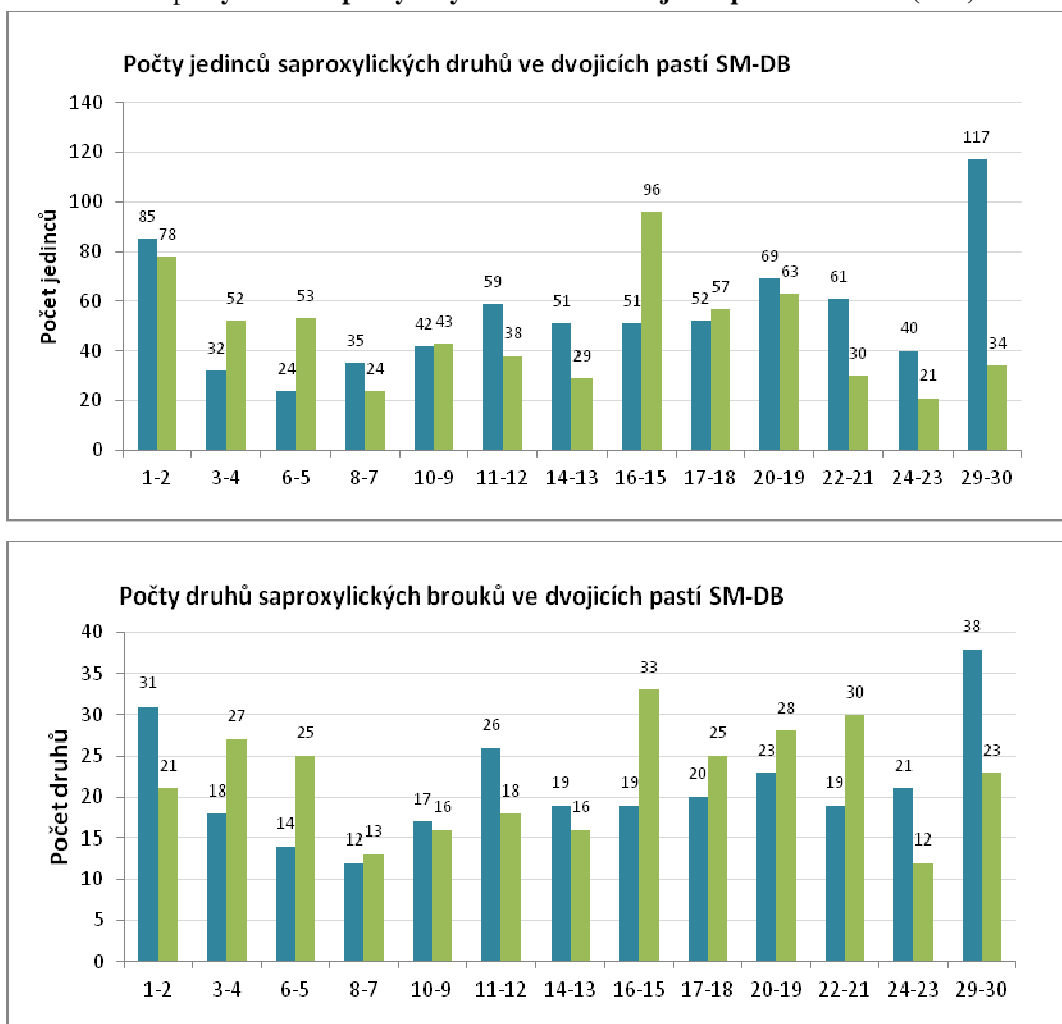
Naopak nejvyšší počty chycených jedinců byly zaznamenány ve smrkových porostech. U tří dvojic (1-2, 20-19, 29-30) srovnatelně 256 jedinců. Největší rozdíl v počtu jedinců měla dvojice 16-15, v doubravě bylo chyceno o 111 kusů více. Pro tři dvojice (8-7, 10-9, 17-18) bylo množství chycených jedinců srovnatelné. Nejméně brouků bylo v pastech ve dvojici 24-23.

Saproxylické druhy

Saproxylické druhy brouků v rámci dvojic pastí dosahovaly vyšší diverzity v sedmi dubových porostech nad smrkovými (3-4, 6-5, 8-7, 16-15, 17-18, 20-19, 22-21), opačně tomu bylo v šesti případech (Grafy 3 a 4). Nejvíce saproxylických druhů bylo ve smrkovém porostu (past 29), nejméně ve dvojici 8-7. Rozdíly v počtech druhů byly výrazné u 8 dvojic (1-2, 3-4, 6-5, 11-12, 16-15, 22-21, 24-23 a 29-30).

Past s nejvyšším počtem druhů (past 29, SM) měla zároveň nejvyšší počet jedinců. Podobně tomu bylo i u dubové pasti s největším počtem druhů (past 15). V dubovém porostu (past 21) byly všechny saproxylické druhy chyceny v jednom kuse (*singletons*). Na většinu saproxylických druhů připadaly maximálně dva, výjimečně tři kusy brouků.

**Grafy 3 a 4 – Počty jedinců saproxylických brouků ve dvojicích pastí smrk-dub (nahore)
a počty druhů saproxylických brouků ve dvojicích pastí smrk-dub (dole)**

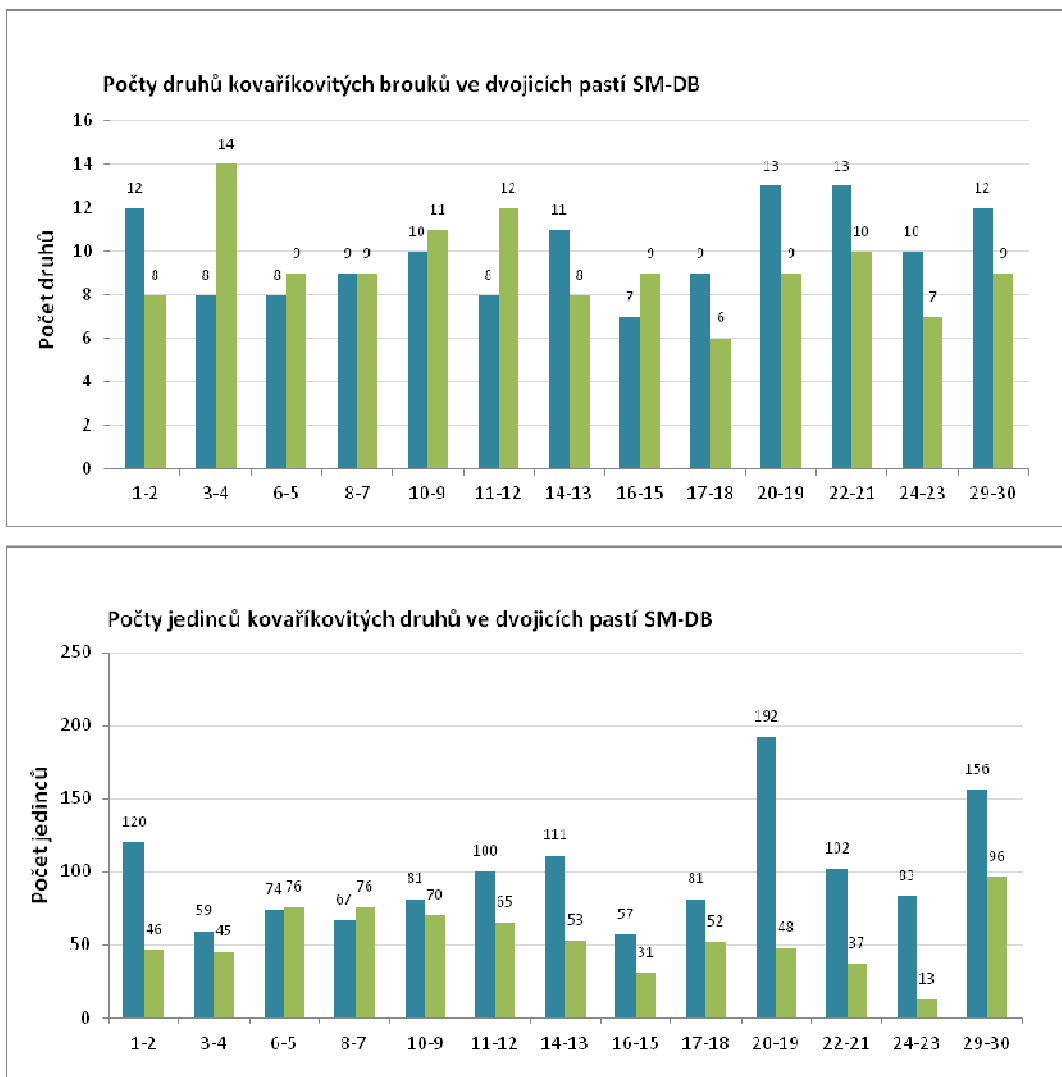


Kovaříkovití (Elateridae)

Kovaříci jsou nejhojnější čeleď celého souboru dat. Nejvíce druhů, celkem 14, obsahoval vzorek z pastí v dubovém porostu (past 4, grafy 5 a 6). O jeden druh méně obsahovaly pasti ve smrkových porostech (pasti 20 a 22). Nejméně druhů kovaříků bylo zachyceno v dubovém porostu ve dvojici 17-18 (past 18). Napříč všemi porosty nejsou počty druhů výrazné. Nejčastější hodnota pro počet druhů kovaříků je 9 (sedmkrát), druhá nejčastější je 8 (pětkrát). Největší rozdíl v počtech druhů zaznamenala dvojice 3-4, celkem 6 druhů.

Počty jedinců kovaříkovitých byly v rámci celého souboru dat nejvyšší, vyjma doubrav ve dvojicích pastí 24-23 (past 23) a 3-4 (past 4). Nejméně jedinců bylo chyceno ve zmíněné doubravě (past 23), kde na 7 druhů připadá 13 jedinců.

Grafy 5 a 6 – Počty druhů kovaříků ve dvojicích pastí smrk-dub (nahore) a počty jedinců kovaříků ve dvojicích pastí smrk-dub (dole)



5.3 Vliv fragmentace

Pro hodnocení vlivu fragmentace na diverzitu druhů starých dubových porostů byla použita velikost etáží (AREA), ve kterých probíhaly sběry, vzdálenost k nejbližšímu starému dubovému porostu (NN_DIST), vzdálenost k nejbližšímu bezlesí (FF_DIST) a podíl vytvořených kategorií na ploše v okolí pastí (KAT_1-6). Pro tyto proměnné byly hodnoceny rozptyly dle kategorií (1-3).

Plošky v okolí pastí dubových porostů

Počet plošek v okolí dubových pastí se lišil v rozmezí od 41 (past 7) do 139 (past 18). Průměrná velikost plošky napříč všemi sledovanými plochami je 1,65 ha, medián 0,39 ha. Rozdíl obou hodnot poukazuje na různorodost ve velikosti ploch. Porost s největší plochou 40,7 ha leží v okolí pasti č. 18. Nejmenší ploška o rozloze 124,4 m² (0,0124 ha) se nachází v zázemí pasti č. 2.

Poměr lesa a bezlesí

Plocha bezlesí v okolí pastí byla výrazná u 7 pastí (č. 4, 11, 13, 15, 18, 21, 30). U nich zaujímala nad jednu třetinu plochy jejich okolí. Pasti č. 11, 13 a 18 měly ve svém okolí 50 % a více ploch bezlesí a mýtin. Naopak v okolí pasti č. 9 tvořilo téměř 100 % lesní porosty. Bezlesí bylo u 7 ze 13 pastí plošně nejrozsáhlejší kategorií (tab. 6). Okolí pasti č. 13 bylo z 54 % tvořeno čtyřmi ploškami představujícími bezlesí, zbylých 46 % plochy bylo tvořeno 122 plošně menšími lesními etážemi, jak nasvědčuje hodnota mediánu. Okolí pasti č. 7, členěné do největšího počtu plošek, má nejmenší průměrnou velikost plošky.

Zastoupení kategorií

Vyjma bezlesí tvoří širší zázemí pastí zejména lesní porosty ve věku 40-99 let jiného složení než dubové (kat. 3). Za nimi následují porosty ve věku 1-39 let (kat. 2). Dubové porosty starší sta let (kat. 6) se plošně významněji podílely na zázemí pastí č. 2, 4, a 15. Staré porosty smíšené s dubem (kat. 5) se v okolí 8 pastí vůbec nevyskytují a u zbylých pouze malou měrou. Středně staré dubové porosty (kat. 4) se na okolní ploše pastí podílejí v průměru cca 10 %.

Tab. 6 – Charakteristiky okolí pastí v dubových porostech

Označení pasti	Plošky v okolí pastí				Podíl kategorie na ploše okolí					
	počet	plocha (ha)			(%)					
		MAX*	průměrná plocha	medián	1	2	3	4	5	6
2	108	9,67	0,72	0,31	10,7	23,4	42,1	2,1	0,0	21,7
4	92	5,71	0,85	0,39	35,7	18,1	11,4	9,5	2,2	23,1
5	84	6,68	0,93	0,52	3,8	30,8	36,2	14,4	0,0	12,8
7	139	7,09	0,56	0,34	3,6	37,5	40,4	11,6	0,9	6,1
9	124	3,07	0,61	0,39	0,3	33,7	62,3	2,1	0,0	1,5
11	55	2,80	1,43	0,50	50,5	18,8	24,9	2,3	1,6	1,9
13	126	2,11	0,62	0,21	54,1	12,1	18,7	4,5	0,8	3,5
15	72	7,26	1,08	0,41	32,4	9,8	21,3	13,7	0,0	22,7
18	41	7,23	1,91	0,55	52,8	5,1	29,1	2,7	0,0	10,2
19	101	4,94	0,77	0,45	18,4	19,2	59,0	0,0	0,0	3,4
21	57	3,39	1,38	0,49	46,2	19,4	21,3	11,2	0,0	1,9
23	71	4,58	1,88	0,52	28,2	21,1	29,9	18,0	0,0	2,7
30	89	2,49	0,88	0,38	40,9	7,4	39,7	9,6	0,4	2,0

*MAX je ukazatel největší lesní plošky v okolí pastí

Následující obrázky (obr. 5) dokumentují a dokreslují představu o horizontální struktuře porostů v okolí pastí.

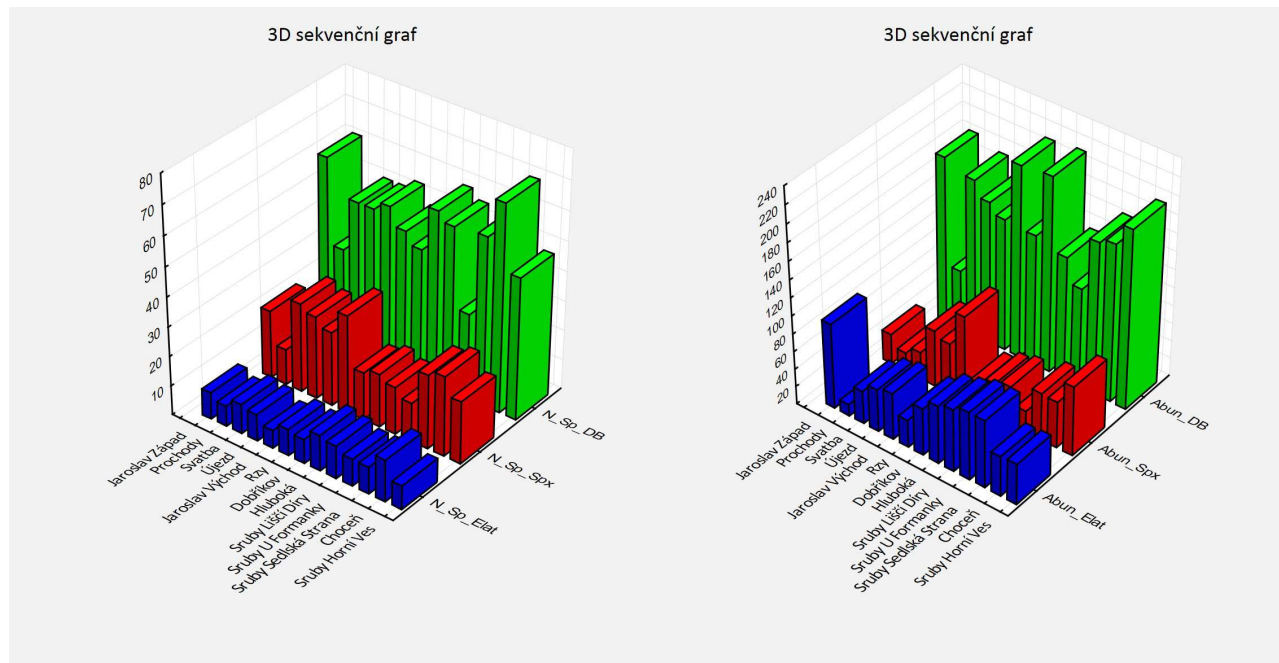
Obr. 5 – Ukázka horizontální struktury plošek v okolí pastí: č. 13 (vlevo nahoře), č. 7 (vpravo nahoře), č. 18 (vlevo dole) a č. 19 (vpravo dole).



Entomologická data dubových porostů

Data o počtech druhů a jedinců celkem, saproxylů a kovaříků měla rozdělení blízka normálnímu, pouze data pro celkový počet jedinců byla transformována druhou odmocninou. Přehled počtů druhů a jedinců v pastech na 13 lokalitách zobrazuje graf 7.

Graf 7 – Zobrazení počtů druhů a abundancí v dubových porostech dle sledovaných skupin



Abun = počet jedinců, N = počet druhů, DB = označení pro souhrn druhů/jedinců v dubových porostech, Spx = saproxylkové druhy, Elat = čeleď kovaříkovitých (*Elateridae*); lokalita – číslo pasti: Jaroslav Západ - 30, Prochody - 23, Svatba - 21, Újezd - 19, Jaroslav Východ - 18, Rzy - 15, Dobříkov - 13, Hluboká - 11, Sruby Liščí Díry - 9, Sruby u Formanky - 7, Sruby Sedlská strana - 5, Choceň - 4, Sruby Horní Ves - 2.

Počty druhů a jedinců jednotlivých dubových porostů byly vztaženy k výše popsaným charakteristikám, u kterých byl předpoklad vlivu na společenstva brouků. Ze všech možných kombinací na úrovni všech druhů dubových porostů pouze celkové počty jedinců dubových porostů ukázaly negativní vztah ke stáří porostu (Abun_DB:AGE, $r = -0,5963$, $r^2 = 0,3555$, $p = 0,0315$). Počet druhů kovaříkovitých brouků měl pozitivní vztah (N_Sp_Elat: AGE: $r = 0,716$, $r^2 = 0,51$, $p = 0,006$) k plošnému podílu smíšených porostů s dubem nad 100 let v okolí porostu (KAT_5). Jejich početnosti ukazovaly negativní trend ke stáří porostu (Abun_Elat: AGE: $r = -0,5193$, $r^2 = 0,2697$, $p = 0,06$). Početnosti saproxylkových brouků měly pozitivní vztah k velikosti porostu, ve kterém byla nainstalovaná past (Abun_Spx: PATCH_A: $r = 0,6810$, $r^2 = 0,46$, $p = 0,0104$), k maximální velikosti plošky v okolí porostu (Abun_Spx: MAX: $r = 0,6336$, $r^2 = 0,4$, $p = 0,02$) a k plošnému zastoupení dubových lesů starých 100 a více let (Abun_Spx: KAT 6: $r = 0,7576$, $r^2 = 0,5739$, $p = 0,0003$). Závislé proměnné počtu

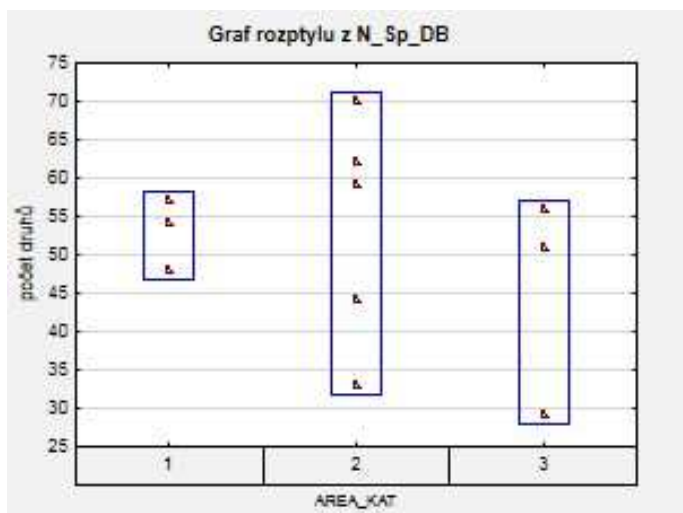
druhů saproxylických brouků (N_Sp_Spx), počty druhů všech brouků doubrav (N_Sp_DB) a Shannonův index diverzity (Sh_ID) nevykázaly žádný signifikantní vztah na hladině 5 %. Pro vícerozměrnou analýzu nebyl soubor dat dostatečný.

Porovnání rozptylů dat dle kategorií

Velikost porostu

Pro malé, středně velké a velké porosty naznačuje shodu v počtech druhů mezi plošně malými a velkými porosty (graf 8). Naopak oproti velkým porostům měly malé porosty méně jedinců. Středně velké porosty byly co do počtů druhů i jedinců variabilní. Počty jedinců saproxylických druhů byly v malých porostech naopak větší (50 – 100 ks). Středně velké a velké porosty neměly v počtech saproxylických druhů rozdíl. V počtech saproxylických druhů se velké porosty mezi sebou značně lišily. Diverzita kovaříků byla v malých porostech nižší (6 – 9 druhů). Největší počty kovaříků náleží k středně velkým porostům. Ve velkých dubových porostech byly počty druhů kovaříků poměrně homogenní (9, 10 a 11 druhů). V počtech jedinců kovaříků nebyl mezi všemi třemi kategoriemi rozdíl, pouze jejich rozptyl ve středně velkých porostech byl větší.

Graf 8 – Rozptyly počtů druhů ve 13 dubových porostech dle kategorií velikosti lesa



Vysvětlivky: kat. 1- porosty o velikosti nad 2 ha, kat. 2 - mezi 1 a 2 ha, kat.3 - 1 ha a méně, trojúhelníčky značí počty druhů jednotlivých pastí.

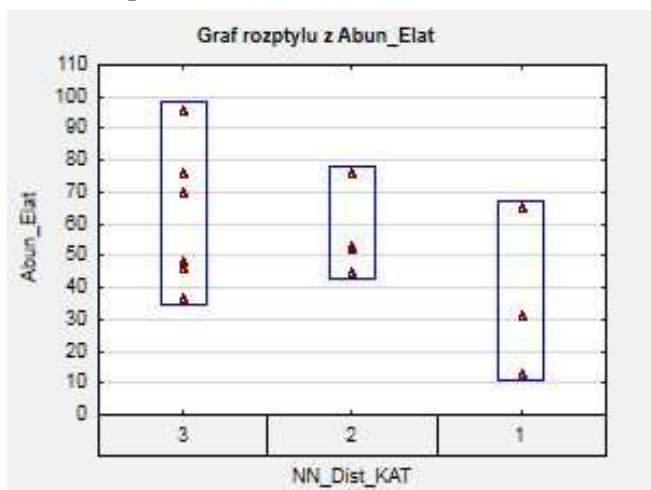
Počty plošek v okolních porostech

Porosty, které měly své okolí rozčleněné do menšího počtu ploch (kat. 1) hostily mezi 50 a 60 druhů brouků a větší počty jedinců. Porosty se střední hodnotou počtu ploch (kat. 2) měly různorodé počty druhů (30 - 70) a kromě jediného porostu (past 23) zároveň vysoké počty jedinců (100 – 220). Lesy s hodně členitým okolím (kat. 3) hostily mezi 45 až 50 druhů brouků, a též vysoké počty jedinců. Počty saproxylických druhů v porostech byly ve vztahu k počtu plošek v okolí různorodé. Počty jedinců této skupiny byly v porostech s okolím méně členitým menší. Počty druhů kovaříků byly v porostech s velkým počtem okolních ploch homogenní (okolo 9 druhů), kdežto ve zbylých dvou kategoriích byl rozptyl druhů větší (rozdíl o 7 druhů).

Vzdálenost nejbližšího kontinuálního porostu

Mezi třemi kategoriemi vzdáleností nejbližšího porostu nebyl v počtech druhů velký rozdíl, ve většině dubových porostů bylo chyceno mezi 45 a 60 druhů brouků, jen čtyři porosty měly odlehlejší hodnoty. Podobně tomu bylo i u počtu jedinců. Nejnížší počty jedinců byly v lese sousedícím se stejným typem porostu (past 23). Porosty přímo sousedící se shodným porostem měly největší rozdíl v počtech druhů saproxylických brouků. Mezi zbylými dvěma kategoriemi vzdáleností od kontinuálního porostu není rozdíl výrazný. Obdobně je tomu i pro počty jedinců této skupiny. Porosty s větší vzdáleností od podobného porostu měly konstantnější počty druhů kovaříků (mezi 8 a 11). Jakýsi trend vzrůstu počtu jedinců s rostoucí vzdáleností od nejbližšího stoletého porostu je naznačen pro absolutní počty kovaříků (graf 9).

Graf 9 – Rozptyly počtů kovaříků ve 13 dubových porostech dle kategorií vzdálenosti nejbližšího starého dubového porostu



Vysvětlivky: kat 1 – nulová vzdálenost, kat 2 – 20 až 100 m, kat. 3 – dále jak 100 m

Vzdálenost od nejbližšího bezlesí

Celkové počty druhů brouků ani počty jedinců se navzdory různé vzdálenosti od bezlesí nelišily. Naopak počty saproxylických druhů byly, kromě jednoho porostu (č. 23) v lesích bližších k bezlesí vyšší. Tyto porosty měly více druhů a méně jedinců až na porost s pastí č. 15, kde bylo zachyceno 96 kusů. V ploškách více vzdálených od bezlesí bylo přibližně stejné množství druhů než v porostech blízkých bezlesí. V počtech kovaříků měly největší rozptyl porosty středně vzdálené od bezlesí (50-100 m). Počty jedinců kovaříků byly v porostech blízkých bezlesí nejvíce různorodé a se vzrůstající vzdáleností od bezlesí byly počty jedinců kovaříků vyrovnanější.

Podíl kategorií na ploše v okolí pastí

Lesy s větším podílem bezlesí v okolních 80 ha měly na rozdíl od porostů s mladými lesy v okolí konstantnější počty druhů. Porost s největším počtem druhů měl v okolí větší podíl starších dubových a s dubem smíšených porostů. Celkové počty jedinců v porostech s mladými lesy byly nižší než v lesích s velkým podílem bezlesí a než v lesích se starými dubovými a smíšenými porosty v okolí. Méně patrný, ale podobný trend se dá vysledovat pro saproxylické druhy brouků. Počet druhů saproxylů byly nejvyšší v porostu se starými doubravami v okolí (past 15). Podobně tomu bylo pro počet jedinců této skupiny. Pro druhy kovaříků nebyl rozptyl druhů v porostech napříč kategoriemi výrazně odlišný. Větší rozdíl byl pozorován uvnitř kategorie se starými porosty v okolí pastí. V těchto porostech byly celkem vyrovnané a nízké počty jedinců kovaříků oproti zbylým kategoriím.

Souhrn vlivu fragmentace

Syntézu vlivu jednotlivých proměnných fragmentace lesních porostů naznačuje tabulka 7 na následující stránce.

Tab. 7 – Znázornění možného vlivu proměnných struktury lesního porostu na počty druhů a jedinců tří skupin brouků

	All		Sapro.		Elat.	
proměnná	Sp.	Abun.	Sp.	Abun.	Sp.	Abun.
AREA		-		+	-	
No_P	-	+		-		
NN_Dist					-	+
Dist_BZ			+	-	-	-
KAT	-/+	-/+	+	+		

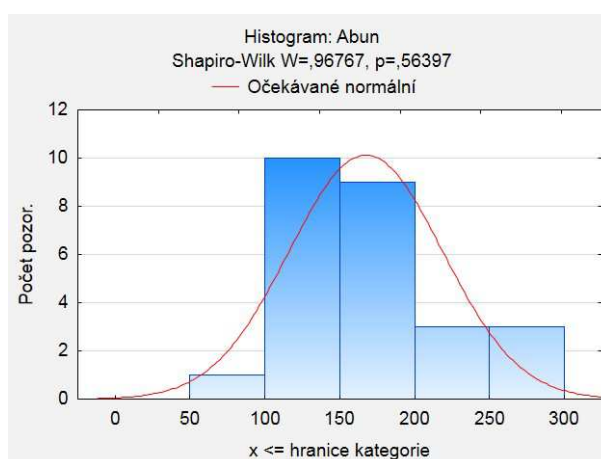
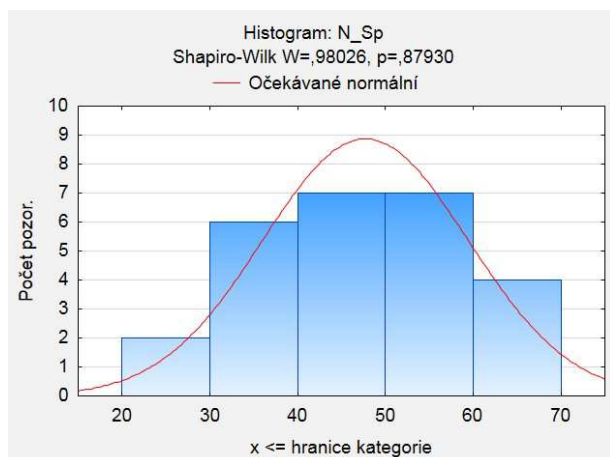
Vysvětlivky: - značí pokles se vzrůstající veličinou, + značí pozitivní vztah se vzrůstající veličinou, -/+ značí oba vlivy, pokud mají odlišný vliv dvě různé kategorie, all – souhrn za všechny čeledi, Sapro. – saproxylické druhy, Elat. – kovaříci

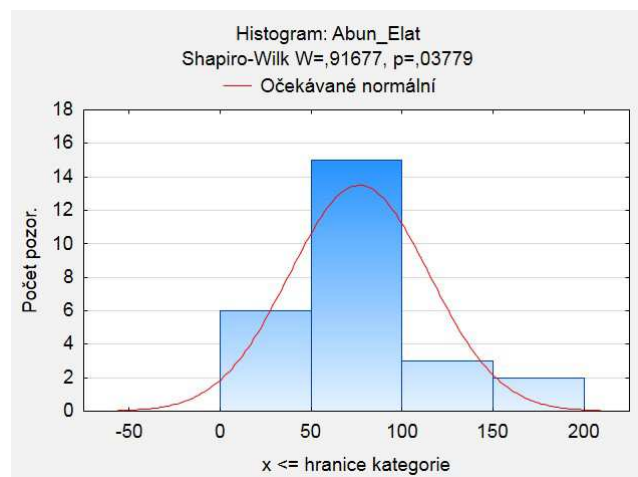
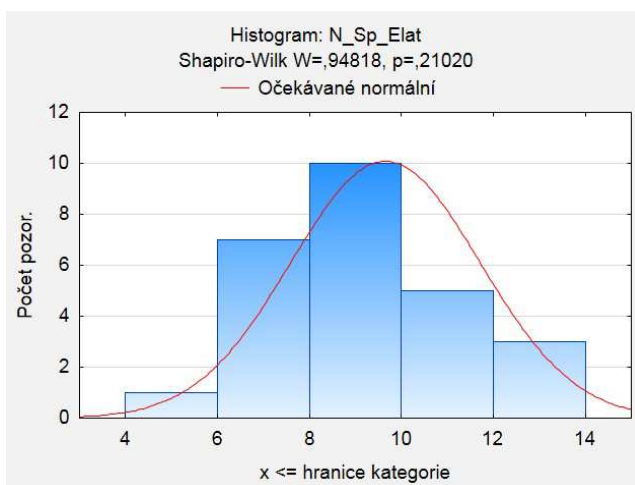
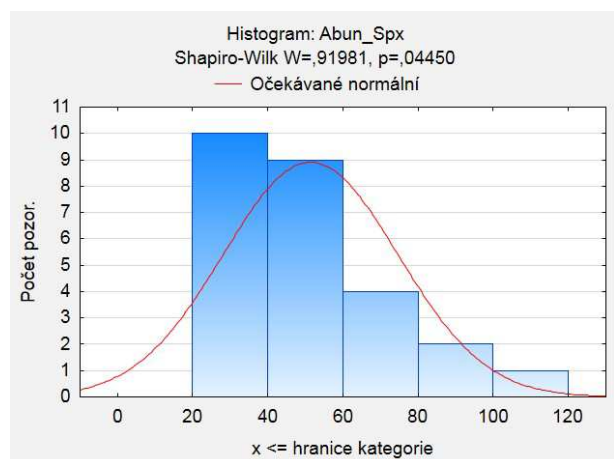
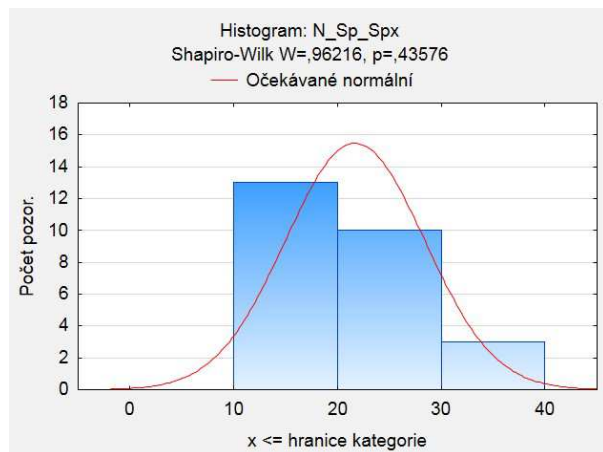
5.4 Statistické hodnocení vlivu kontinuity ve vztahu k ostatním proměnným

Charakter entomologických dat – normální rozdělení

Normální rozdělení bylo hodnoceno na základě Shapiro-Wilkova testu normality. Počty druhů i abundance všech brouků, saproxylických brouků i kovaříků měla rozdělení normální nebo blízká normálnímu (grafy 10-15), pouze pro počty jedinců kovaříkovitých (Abun_Elat) byla provedena Box-Coxova transformace.

Grafy 10-15 – Histogramy rozdělení dat pro počty druhů (N_Sp) a abundance (Abun); Spx – saproxylické druhy, Elat. – kovaříkovití (*Elateridae*)

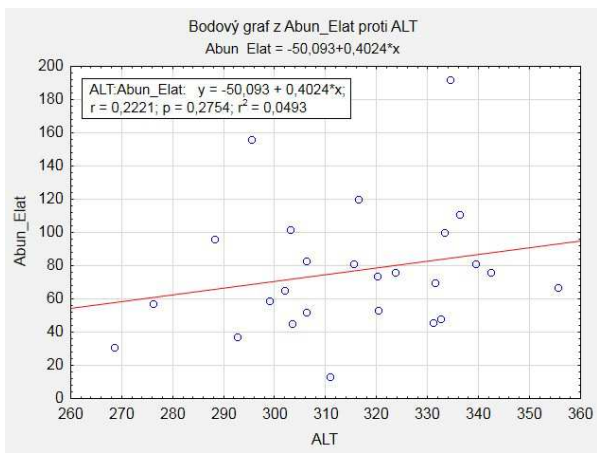
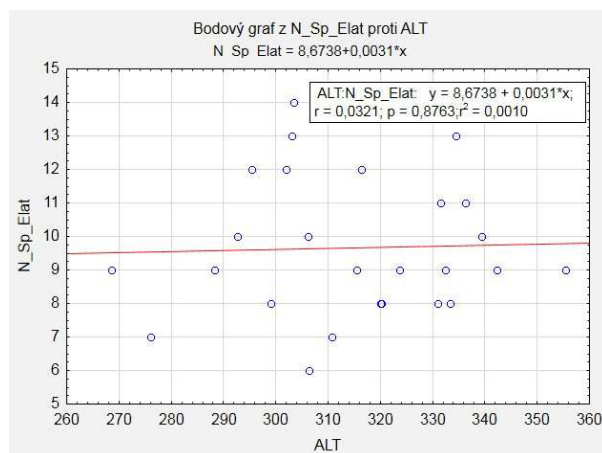
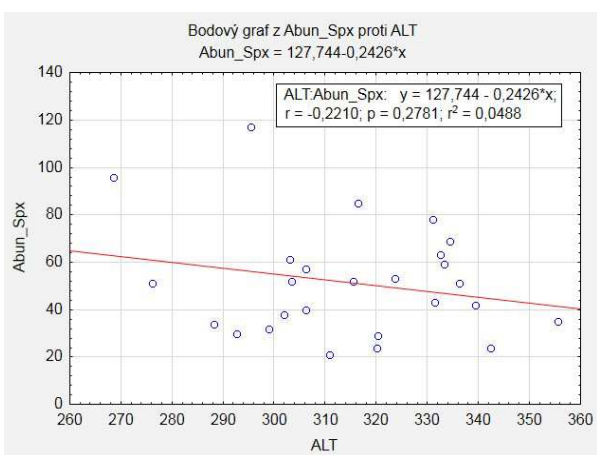
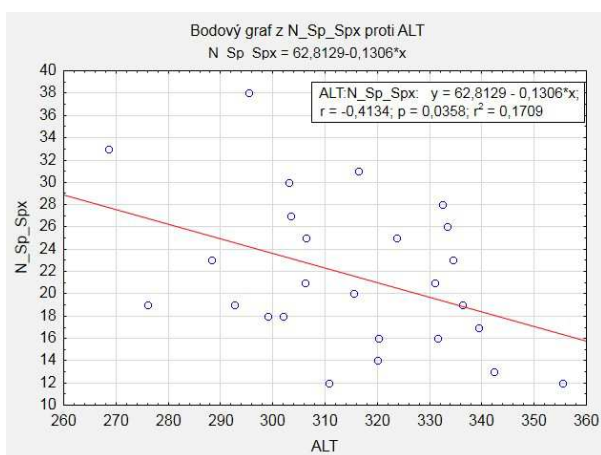
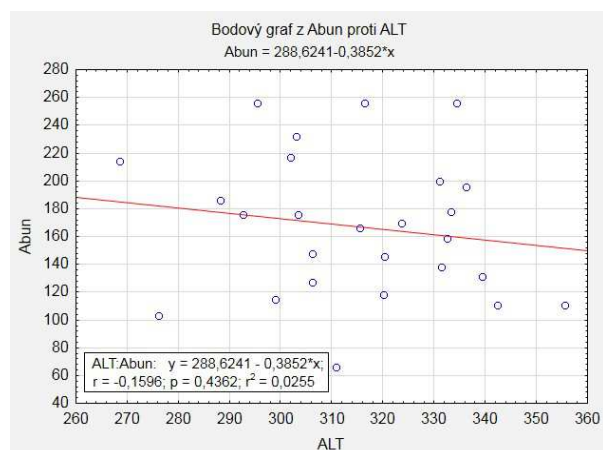
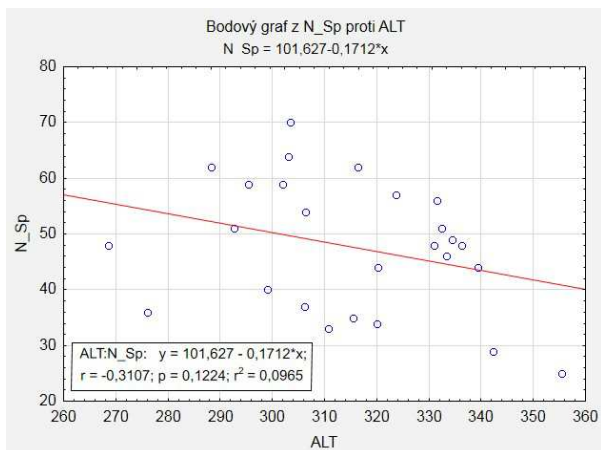




Prostorová autokorelace dat

Pro abundance a počty druhů brouků ze 38 kompletně determinovaných čeledí bylo vypočteno Moranovo I. pro zjištění, zda jsou data prostorově autokorelována. Pro entomologická data vyšly hodnoty L.I.S.A. (lokální Moranovo I), pro počet druhů mezi -0,166 a 0,265 a pro abundance mezi -0,221 a 0,223. Data mohou být mírně prostorově autokorelována. Vyjádření ne/závislosti entomologických dat na nadmořské výšce ukazují bodové grafy 16-21. Pouze soubor saproxylických druhů vykazuje mírný negativní vztah k nadmořské výšce. Čím níže je lokalita položena, tím více druhů takto definované skupiny bylo zachyceno.

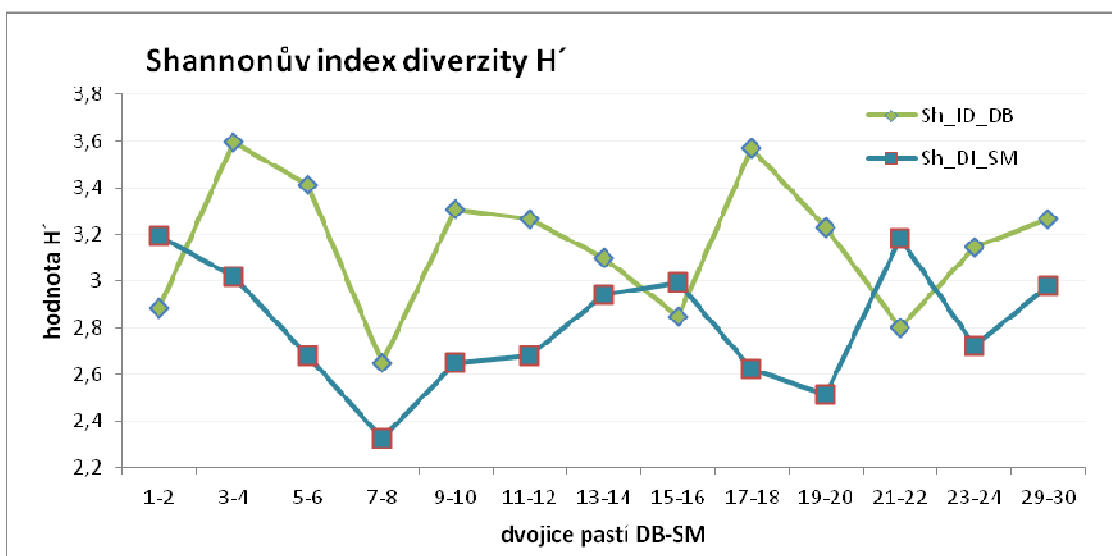
Grafy 16-21 – Bodové grafy závislosti počtu druhů (N_Sp) a abundancí (Abun) brouků na nadmořské výšce (ALT m n. m.; Spx – saproxyliční brouci, Elat. - kovaříkovití).



Shannonův index diverzity

Pro vyjádření jednotné proměnné vztahu počtů druhů na jednotlivých lokalitách byl spočítán Shannonův index diverzity, který vyjadřuje vztah mezi druhy a jejich početnostmi v souboru dat. Jeho hodnoty se pohybovaly v rozmezí 2,32 ve smrkovém porostu (Trap_Nr 8) až 3,57 v dubovém porostu (Trap_Nr 18). S velikostí indexu roste pravděpodobnost, že druhy ve vzorku mají stejnou relativní abundanci. Pro ekologická data nabývají hodnoty většinou v rozmezí 1,5 až 3,5. Nižší hodnoty byly nalezeny spíše ve smrkových porostech (Trap_Nr 6, 8, 10, 12, 17, 20 a 24). Vyšší hodnoty indexu měly porosty dubové (Trap_Nr 4, 5, 9, 11, 18, 30). Jeden dubový porost měl hodnotu výrazněji vzdálenější od průměrné hodnoty indexu (Trap 7). Při porovnání dvou typů porostů (Graf 22) se zdá, že ve smrkových porostech jsou větší rozdíly v abundancích druhů než v dubových.

Graf 22 – Shannonův index diverzity pro dvojice dubový – smrkový porost

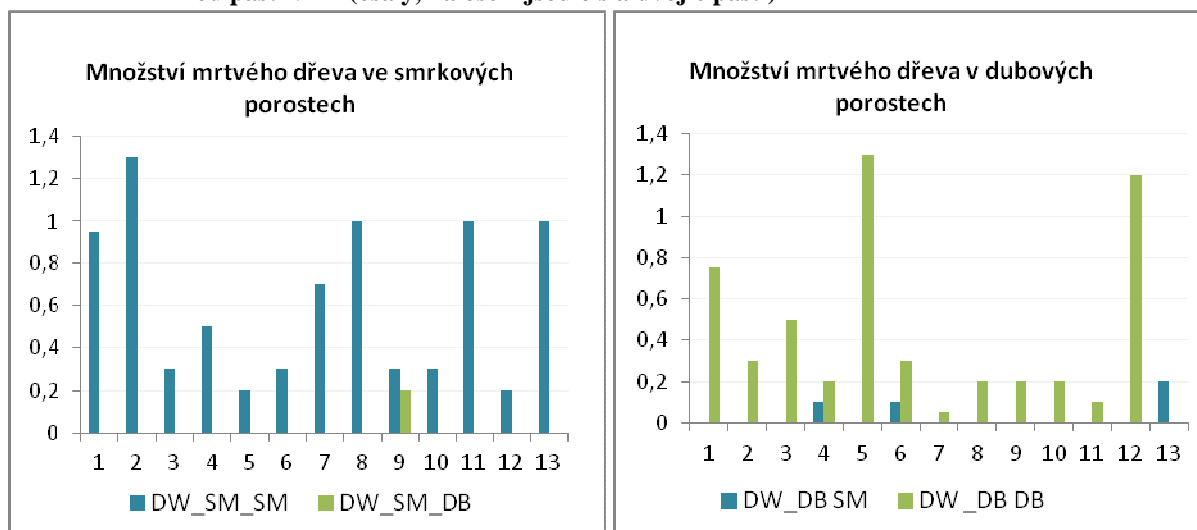


Množství mrtvého dřeva v porostech

Na ploše 1256,6 m² (kruh o poloměru 20 m) v okolí každé pasti bylo zaznamenáno celkové množství mrtvého dřeva v m³ a z toho množství dubového a smrkového dříví (grafy 23 a 24). Procentuelně byl odhadnut podíl třech kategorií podle tloušťky. Množství volně ležícího dřeva se pohybovalo mezi 0,1 a 2 m³ na této ploše. Ve smrkových porostech leželo více mrtvého dřeva než v dubových. Na celkovém množství dřeva se nejvíce podílely tlusté větve 47 %, tenké (29 %) a střední (24 %) větve pak téměř rovnocenným dílem. Při přepočtu průměrného množství ve smrkových a dubových porostech na 1 ha vyjde množství volně ležícího dřeva na 74,3 m³ a 54,3 m³. Smrkového dříví (průměr 0,33 m³) leželo v porostech

více než dubového ($0,21 \text{ m}^3$). V dubových porostech bylo v průměru $0,56 \text{ m}^3$ ležícího mrtvého dřeva, z toho $0,4 \text{ m}^3$ dubového dříví a $0,03 \text{ m}^3$ smrkového. Ve smrčinách bylo v průměru $0,86 \text{ m}^3$ ležícího mrtvého dřeva, z toho $0,62 \text{ m}^3$ smrkového dříví a $0,02$ dubového. Zbylé větve patřící ostatním dřevinám zahrnuty nebyly. V okolí pasti v dubovém porostu (Trap_Nr 30) leželo pouze smrkové dříví.

Grafy 23 a 24 – Struktura množství mrtvého dřeva ve smrkových a dubových porostech v perimetru 20 m od pastí v m^3 (osa y, na ose x jsou čísla dvojic pastí)



Zmírnění multikolinearity

Pomocí Spearmanovy korelační matice (STATISTICA 10.0) byly zjištěny vztahy mezi vysvětlujícími proměnnými. Množství mrtvého smrkového dřeva bylo silně korelováno s procentuálním zastoupením smrku, analogická situace nastala i u dubového dřeva. Pro analýzy bylo upřednostněno množství dřeva před procentuálním zastoupením hlavních dřevin jednotlivých porostů. Tyto dvě proměnné korelovaly i s kategoriální proměnnou TREE, která dělí data na vzorky smrkových a dubových porostů.

Mnohorozměrná analýza dat

K analýze dat byl použit *Regresní model* za použití analýzy kovariance (*GRM – General Regression Model*; STATISTICA 10.0). Pro zjištění závislosti mezi dvěma typy porostů, druhovou diverzitou a počty jedinců, byly ze souboru nezávislých proměnných vybrány věk porostu (AGE), plocha porostu (AREA) a strukturní proměnné porostu (E2, E1, E0, HP) včetně množství mrtvého dřeva (DW_cm, DW_SM, DW_DB, TE, STR, TLU). Proměnné

ovlivňující počet druhů mezi starými dubovými a smrkovými porosty jsou procentuální zastoupení patra podrostu nad 2 m, keřového patra a otevřenost korunového patra.

Celkový počet druhů a jedinců

Dle upraveného koeficientu determinace ($F = 7,56$, $p < 0,0001$) vysvětloval model 56,7 % vlivu proměnných pro variabilitu N_Sp dubových a smrkových porostů. Kladný vztah byl nalezen k procentuálnímu zastoupení keřového patra (E2), k přítomnosti etáže nad 2 m a k otevřenosti korunového patra (C_O; (tab. 8).

Tabulka 8 – Výsledky analýzy vlivu faktorů lesního prostředí na počty druhů v dubových a smrkových porostech

$R^2_{adj.} = 56,7 \%$	$S\check{C}$	<i>Stupňů</i> (volnosti)	$P\check{C}$	F	p
Abs.člen	292,644	1	292,644	4,95355	0,037700
AGE	2,866	1	2,866	0,04851	0,827912
C_O (%)	474,397	1	474,397	8,03007	0,010261
E2_ %	988,420	1	988,420	16,73087	0,000570
ETAZ_ %	756,380	1	756,380	12,80316	0,001881
Tree	1598,314	1	1598,314	27,05447	0,000043
Chyba	1181,552	20	59,078		

Vysvětlivky: $R^2_{adj.}$ - upravený je koeficient determinace, $S\check{C}$ - součet čtverců, $P\check{C}$ - počet čtverců, F - testová statistika

Model pro počty jedinců vyhodnotil kladně vztah k mechovému (E0) a keřovému patru (E2) a věku porostu (AGE). Jedinci dubových a jedinci smrkových porostů jsou dle výpočtu odlišní (tab. 9).

Tabulka 9 – Výsledky analýzy vlivu faktorů lesního prostředí na počty jedinců v dubových a smrkových porostech

$R^2_{adj.} = 62,9 \%$	$S\check{C}$	<i>Stupňů</i> (volnosti)	$P\check{C}$	F	p
Abs.člen	40727,86	1	40727,86	41,90598	0,000002
AGE	9848,38	1	9848,38	10,13326	0,004474
E2_ %	20896,09	1	20896,09	21,50054	0,000142
E0_ %	27443,72	1	27443,72	28,23757	0,000029
Tree	17580,86	1	17580,86	18,08941	0,000355
Chyba	20409,62	21	971,89		

Počet druhů a jedinců saproxylických druhů

Pro saproxylické druhy byl nalezen kladný vztah k podrostu nad 2 m (ETAZ %), keřovému patru (E2) a otevřenosti korunového patra (C_O %). K typu (TREE) porostu nebyl na hladině

5 % nalezen signifikantní vztah. Mezi druhy obou typů porostů nebyl zásadní rozdíl. Pro transformovaná data počtů druhů saproxylických brouků vyšla kladně více jak polovina proměnných. Nejvýznamnější byl vztah pro keřové patro (E2; tab. 10 a 11).

Tabulka 10 – Výsledky analýzy vlivu faktorů lesního prostředí na počty saproxylických druhů v dubových a smrkových porostech

$R^2_{adj.} = 36,4 \%$	<i>SČ</i>	<i>Stupňů (volnosti)</i>	<i>PČ</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Abs.člen	19,2977	1	19,2977	0,675230	0,421426
AGE	2,1999	1	2,1999	0,076975	0,784436
AREA (ha)	104,6023	1	104,6023	3,660044	0,070923
C_O (%)	136,3570	1	136,3570	4,771140	0,041678
E2_ %	237,5581	1	237,5581	8,312178	0,009526
ETAZ_ %	200,2737	1	200,2737	7,007594	0,015897
Tree	123,5442	1	123,5442	4,322820	0,051390
Chyba	543,0111	19	28,5795		

Tabulka 11 – Výsledky analýzy vlivu faktorů lesního prostředí na počty jedinců saproxylických druhů v dubových a smrkových porostech

$R^2_{adj.} = 80 \%$	<i>SČ</i>	<i>Stupňů (volnosti)</i>	<i>PČ</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Abs.člen	74,89106	1	74,89106	61,10731	0,000000
AGE	10,90238	1	10,90238	8,89579	0,008359
TE_ %	4,98183	1	4,98183	4,06492	0,059867
TLU_ %	10,91090	1	10,91090	8,90274	0,008339
E2_ %	22,54389	1	22,54389	18,39467	0,000497
E1_ %	8,59175	1	8,59175	7,01043	0,016921
E0_ %	7,92708	1	7,92708	6,46809	0,021000
ETAZ_ %	4,20233	1	4,20233	3,42889	0,081514
Tree	6,12454	1	6,12454	4,99731	0,039092
Chyba	20,83463	17	1,22557		

Počet druhů a jedinců kovaříků

Počty druhů kovaříkovitých poměrně kladně odpovídaly na množství holé půdy (E0) a keřové patro (E2 %) a také na množství smrkového dřeva (DW_SM). Pro počty jedinců kovaříkovitých byl nalezen kladný vztah ke stejným vysvětlujícím proměnným jako pro druhy (tab. 12 a 13).

Tabulka 12 – Výsledky analýzy vlivu faktorů lesního prostředí na počty druhů kovaříků v dubových a smrkových porostech

$R^2_{\text{adj.}} = 39,7 \%$	<i>SČ</i>	<i>Stupňů (volnosti)</i>	<i>PČ</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Abs.člen	28,65761	1	28,65761	11,22776	0,003182
AGE	5,55164	1	5,55164	2,17508	0,155831
DW_SM	12,97720	1	12,97720	5,08434	0,035509
E2_%	30,29256	1	30,29256	11,86831	0,002561
E0_%	31,80788	1	31,80788	12,46200	0,002103
ETAZ_%	8,21696	1	8,21696	3,21932	0,087906
Chyba	51,04778	20	2,55239		

Tabulka 13 – Výsledky analýzy vlivu faktorů lesního prostředí na počty jedinců kovaříků v dubových a smrkových porostech

$R^2_{\text{adj.}} = 29,1 \%$	<i>SČ</i>	<i>Stupňů (volnosti)</i>	<i>PČ</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Abs.člen	8,969105	1	8,969105	124,3628	0,000000
AGE	0,290774	1	0,290774	4,0318	0,057688
E2_%	0,356333	1	0,356333	4,9408	0,037343
E0_%	0,559456	1	0,559456	7,7572	0,011092
Tree	0,257130	1	0,257130	3,5653	0,072894
Chyba	1,514530	21	0,072120		

Model pro Shannonův index diverzity

Na vysvětlení Shannonova indexu diverzity se výrazněji podílí typ porostu (TREE), částečně pak kombinace množství volně ležícího smrkového dřeva (DW_SM) a všechny tři formy větví (TE, STR, TLU; tab. 14).

Tabulka 14 – Výsledky analýzy vlivu faktorů lesního prostředí vztahované k Shannonovu indexu diverzity

$R^2_{\text{adj.}} = 64,7 \%$	<i>SČ</i>	<i>Stupňů (volnosti)</i>	<i>PČ</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Abs.člen	0,184593	1	0,184593	4,87745	0,042146
AGE	0,008035	1	0,008035	0,21230	0,651169
AREA (ha)	0,145206	1	0,145206	3,83675	0,067806
DW_DB	0,145318	1	0,145318	3,83971	0,067711
DW_SM	0,517065	1	0,517065	13,66229	0,001958
TE_%	0,204589	1	0,204589	5,40581	0,033550
STR_%	0,260189	1	0,260189	6,87491	0,018495
TLU_%	0,358332	1	0,358332	9,46813	0,007219
ETAZ_%	0,155354	1	0,155354	4,10489	0,059768
Tree	0,890804	1	0,890804	23,53752	0,000177
Chyba	0,605538	16	0,037846		

6 Diskuse

Zvolená metodika

Porovnání druhové bohatosti potenciálně přirozených starých dubových porostů v kontrastu k nepůvodním smrčínám se jevílo jako vhodný postup pro získání poznatků o vlivu kontinuity lesních porostů na druhy brouků v hospodářských lesích. Ty byly také zvoleny, z důvodu absence literatury o vlivu sledovaných faktorů na diverzitu brouků v hospodářských lesích České republiky. Tyto členité lesy se zároveň jeví jako zajímavé prostředí pro porovnání diverzity brouků. Protože bylo zvoleno zhodnocení celého taxonu *Coleoptera* a dvou jeho podskupin, byla vybrána úroveň biotopu reprezentovaného lesními porosty, který zahrnuje jednotlivá stanoviště rozličných druhů.

Nárazové pasti

Zvolený způsob odchyty brouků do volně stojících nárazových pastí ovlivnil spektrum nasbíraného entomologického materiálu. Zatímco zemní pasti slouží k zachycení epigeických druhů hmyzu, kmenové pasti zejména zástupců obývajících dřevinu (např. Horák, Rébl 2012), podzemní pasti tzv. MSS (*Mesovoid Shallow Substratum*; López, Oromí 2010) jedinců podzemních mikrostanovišť, nárazové pasti slouží k zachycení druhů volně se pohybujících v porostu. To dokládá i spektrum zachycených druhů do pastí. I když se zdají nárazové pasti pro studium specializovaných druhů nevhodné, nemusí tomu tak být, téměř polovina druhů ze sběrů náleží k saproxylické skupině bezobratlých, označované za klíčovou z pohledu diverzity lesních ekosystémů (Speight 1989). Navíc bylo ve vzorcích objeveno 20 druhů červeného seznamu bezobratlých ČR (Farkač, Král, Škorpík 2005).

Druhová bohatost dubových vs. smrkových porostů

Za jedno sběrné období se podařilo zachytit 5 % druhů České republiky. Z kapitoly popisující charakter entomologických dat na úrovni druhů (viz kap. 5.1) je patrný značný podíl druhů společných pro oba typy porostů. V dubových lesích bylo chyceno o 17 druhů více než ve smrkových. I druhů nalezených pouze v dubových porostech bylo více než druhů smrčín. V nich bylo naopak chyceno více saproxylických druhů než v doubravách (51: 34 ks). Druhy chycené pouze v jednom typu porostu dosahovaly nízkých početností (1 až 10 ks) na rozdíl od druhů společných. Tyto druhy mají pravděpodobně nižší nároky na stanoviště, nebo je pro ně matrice porostů snadno prostupná. Některé druhy byly nalezené sice v obou typech porostů, ale ve druhém typu jen v jednom kuse. Příkladem je kovařík *Denticollis linearis*, který se

vyvíjí ve dřevě listnatých stromů (Laibner 2000), ale byl odchycen v pasti smrkového porostu. To může být dáno například snadnou průchodností mezi porosty, sousedstvím nebo lokálním výskytem stanoviště v rámci odlišného typu lesa. V případě tohoto druhu lze jeho přítomnost vysvětlit blízkostí listnatých stromů, které tvoří lem smrkového porostu. Mezi druhy hojně rozšířenými napříč všemi porosty patří zástupci čeledi *Throscidae*, 2631 kusů bylo zaznamenáno ve všech instalovaných pastech. Značné procento společných druhů v obou typech porostů může být výslednicí nejvíce zastoupeným typem porostů v okolí pastí, tedy borovými a smrkovými porosty různého stáří.

Obě porovnávané skupiny brouků (taxonomická a ekologická) měly srovnatelný počet druhů v obou typech porostů. Kovaříci celkově převládali v počtech jedinců. To je dáno přítomností několika běžných a vysoce abundantních druhů, viz *Athous subfuscus* s 1068 kusy. Saproxylická skupina v počtech druhů. Nejvyšší počet saproxylických druhů byl chycen ve smrkovém porostu (past 29). Tento porost měl nejvíce otevřené korunové patro, v okolních 20 m 1 m³ smrkového dříví a příměsi borovic a ostatních listnatých dřevin. Jednalo se o typický vysokokmenný porost s nízkým podílem jednotlivých pater na ploše porostu. Pro saproxylické druhy by mohl být snadno prostupný. Spektrum druhů mohou zvyšovat listnaté dřeviny v porostu i borovice.

Hodnocení vlivu fragmentace na diverzitu brouků dubových porostů

Ke zhodnocení vlivu fragmentace na diverzitu brouků dubových porostů byly porovnány počty druhů a jedinců celého taxonu *Coleoptera*, čeledi kovaříků *Elateridae* a ekologické skupiny saproxylických brouků. Jako ovlivňující proměnné byly hodnoceny velikost porostu, vzdálenost od nejbližšího starého dubového porostu, vzdálenost od nejbližšího bezlesí, počet plošek v okolních 80 ha porostu a kategorie zahrnující kombinaci stáří porostu a dřevinné skladby.

Dubové porosty velkého lesního komplexu s různě velkými plochami odlišně starých porostů a s rozmanitou dřevinnou skladbou nejsou analogickým příkladem řady ekologických studií, které zkoumaly spíše fragmenty lesů v bezlesé krajině.

Dle teorie ostrovní biogeografie (McArthur, Wilson 1967) byl sledován předpoklad růstu počtu druhů s *velikostí ploch*. V zájmovém území se vyjevily středně velké staré dubové lesy (1–2 ha) jako velmi variabilní co do počtu druhů i počtu jedinců celé skupiny brouků i dvou hodnocených podskupin. Menší dubové porosty podporovaly naopak analogický počet druhů brouků jako velké dubové porosty. Malé porosty nesly více druhů saproxylických brouků než kovaříků, ale obě skupiny celkově v malých počtech. Naopak velké porosty podporovaly

různě velké skupiny druhů, ale ve vyšších počtech jedinců. S tím korelují i větší počty jedinců saproxylických druhů s rostoucí velikostí porostu. Tato podobnost může být vysvětlena podílem počtu jedinců saproxylických druhů v pastech s větší rozlohou. Obecně mohou být odpovědi celkových počtů druhů i jedinců shodné s jednou nebo druhou skupinou, neboť se obě dohromady podílejí počtem jedinců na čtyřech pětinach všech jedinců a 60 % na druhové skladbě. Dle výše uvedeného je pravděpodobnější vliv velikosti porostů na konkrétněji definované skupin než na celkovou diverzitu brouků. Pro skupinu saproxylických druhů se velikost porostu jeví jako důležitá pro podporu početnějších společenstev.

Struktura velikosti okolních porostů, zde prezentovaná *počtem plošek v okolních 80 ha*, mohla mít vliv zejména na počty jedinců. Porosty s členitějším okolím podporovaly menší počty druhů ve velkých abundancích. Naopak porosty s méně členitým okolím hostily o něco více druhů, ale se srovnatelným počtem jedinců. Pro saproxylickou skupinu může být důležité spíše méně členité okolí pro vyšší početnosti. Počty druhů saproxylů byly napříč porosty jinak různorodé. Na početnost a druhovou diverzitu kovaříků může pozitivně působit okolí spíše členitější.

Vzdálenost od nejbližšího starého dubového porostu neměla výrazný vliv ani na jednu skupinu. Naopak menší *vzdálenost od nejbližšího bezlesí* měla pozitivní vliv na počty druhů saproxylických brouků a negativní na počty jejich jedinců. V případě skupiny kovaříků mohla vyšší vzdálenost od bezlesí stabilizovat jejich populace.

Podobnost nebo rozdílnost okolních porostů co do stáří a dřevinné skladby může ovlivnit počty druhů saproxylů a jejich početnosti. S rostoucím podílem plochy starých doubrav, tedy podobných porostů, v okolí mohou počty saproxylických druhů i jedinců stoupat. To dokumentuje příklad porostu, ve kterém byla umístěna past č. 15. Tento porost má ve svém okolí více starých doubrav o větší výměře. V jeho sběrech bylo zaznamenáno nejvíce druhů saproxylů. Naopak kovaříkovití porostů se starými doubravami v okolí měli nižší a vyrovnané početnosti. Celkově byla jinak skupina napříč kategoriemi v počtech druhů i počtech jedinců variabilní. Celkové počty jedinců doubrav ukázaly negativní vztah ke starým porostům v okolí. To může vysvětlovat velký podíl počtu jedinců kovaříků v pastech s tímto okolním charakterem.

Ve většině prostředních kategorií (ozn. 2) všech proměnných byly odpovědi počtů brouků v porostech do těchto kategorií spadajících značně variabilní. To může být výsledek kombinací středních charakteristik, jako například, středně velkým porost dubů, obklopen spíše borovými a smrkovými porosty s příměsí dalších převážně listnatých dřevin, ne dostatečně vzdálený od bezlesí, tak, aby ho nemohly ovlivnit druhy zalétávající dovnitř

porostu zvenčí, popřípadě druhy okrajů, a ne dostatečně vzdálený od stejného typu porostu natolik, aby nemohl být ovlivněn jeho druhy. Druhou variantou vysvětlení je špatného vymezení kategorií. Na úrovni hodnocení celkové diverzity porostů to lze jen těžko ověřit.

Při syntéze všech proměnných fragmentace nad jednotlivými skupinami je možné naznačit širší souvislosti mezi proměnnými a skupinami:

1. S velikostí dubového porostu stoupají počty jedinců saproxylických druhů a klesají počty druhů kovaříků. Vliv na celkovou diverzitu brouků nelze nad takto definovanými skupinami odvodit. Pravděpodobně by bylo výstižnější sledovat odpovědi jednotlivých druhů nalezených výhradně v dubových porostech.

2. Se vzrůstající vzdáleností od nejbližšího starého dubového porostu a více rozčleněnými porosty v okolí stoupají i počty jedinců kovaříků.

3. Se vzrůstající vzdáleností od bezlesí mírně stoupají počty saproxylických druhů a spíše klesají a vyrovnávají se jejich abundance napříč porosty. Naopak na kovaříky má blízkost bezlesí opačný vliv. Rozkolísané početnosti se v lesích blízkých bezlesí se zvětšující vzdáleností od okraje porostu ustalují na relativně vyšších počtech jedinců.

4. Pokud v okolí porostu převládá kategorie středně starých lesů odlišných od dubových, jsou počty druhů jedinců rozličné, až na počty jedinců kovaříků, kteří jsou pravděpodobně velmi běžní v okolních porostech a mohou tvořit stabilní složku, pronikající do doubrav.

Hodnocení vlivu kontinuity na diverzitu brouků

Pro hodnocení vlivu kontinuity lesních porostů byl volen typ porostu určitého stáří, který by se na stejném místě za ustání činnosti člověka pravděpodobně vyvinul. Jako nepůvodní porosty naproti tomu byly vybrány smrčiny přibližně shodného stáří. Při porovnání druhové bohatosti smrkových a dubových porostů, převažují mírně ty dubové a působí tak hodnotněji z pohledu diverzity. Pro zhodnocení, zda je tato mírná převaha výsledkem kontinuity lesních porostů nebo spíše jejich strukturních komponent, byla provedena analýza modelu lineární regrese pro tři skupiny brouků. Kategorická proměnná TREE (rozlišení dubového od smrkového porostu) měla nejsilnější odpovědi k variabilitě počtů druhů i jedinců mezi porosty. Druhou nejčastěji se podílející proměnnou bylo procentuální zastoupení keřového patra v porostu. Věk porostů jako hlavní komponenta kontinuity byl signifikantní na hladině 5 % pro variabilitu mezi počty jedinců dubových a smrkových porostů pro celkové počty jedinců a počty jedinců saproxylických brouků. Ve srovnání s keřovým patrem však vysvětloval daleko méně rozdílů.

Z pohledu rozdílů v počtech kovaříků mezi dubovými a smrkovými porosty neměly vysvětlující proměnné velký význam. To je způsobeno vysokou početností několika druhů s vysokou početností, které byly v rámci porostů zastoupeny poměrně rovnoměrně. Tyto druhy patří do tribu Athouini a vyvíjejí se převážně v půdě. Obecně jsou považováni za generalisty (Laibner 2000).

Na vysvětlení variability Shannonova indexu se podílelo celkem 6 proměnných. Vedle vlivu rozdělení na smrkové a dubové porosty mělo největší vliv množství mrtvého smrkového dříví. Ostatní proměnné měly celkem rovnocenný a nepatrný význam.

Porost 23

Napříč všemi sledovanými dubovými porosty se jeden porost od ostatních výrazně odlišoval, co do počtu druhů i jedinců. Tento porost u Prochod je zároveň porostem nejstarším, s druhým nejnižším počtem druhů a nejnižším počtem jedinců, nízkým počtem saproxylických i kovaříkovitých druhů. Z 33 druhů bylo 21 chyceno pouze v jednom exempláři. Jediný druh vykazoval vyšší početnost v 15 kusech. Tento porost má nejvíce uzavřené korunové patro. Pouze 7 % plochy zápoje propouští dovnitř světlo. Sice přímo sousedí se starým dubovým porostem, ale celková výměra těchto porostů v okolních 80 ha je 2,7 ha (včetně onoho porostu). Na 80 % jeho okolí je tvořeno bezlesím, bory a smrčinami.

7 ZÁVĚR

Poznání faktorů určujících biodiverzitu lesních porostů je v podmínkách fragmentované střední Evropy klíčové téma na poli ochrany přírody a krajiny. Cílem této práce bylo zhodnotit, zda mají fragmentace a kontinuita starých lesních porostů, prezentujících v zájmovém území potenciální přirozenou vegetaci, vliv na diverzitu brouků. Jako modelové území byl vybrán lesní porost v sousedství města Chocně. Porovnávalo bylo celkem 13 dvojic porostů dub – smrk. Počty druhů i jedinců v doubravách se markantně nelišily v celkovém součtu počtu druhů a jedinců od smrkových porostů. Rozdíly mezi jednotlivými pastmi byly vztaženy k strukturním proměnným porostů a jejich okolí. Je logické, že diverzita brouků není výsledkem pouze strukturních proměnných. Porovnání těchto proměnných však naznačilo, jak by na ně tyto skupiny mohly reagovat na strukturní proměnné, které jsou výsledkem dlouhodobého působení člověka:

1. S velikostí dubového porostu stoupají počty jedinců saproxylických druhů a klesají počty druhů kovaříků.

2. Se vzrůstající vzdáleností od nejbližšího starého dubového porostu a více rozčleněnými porosty v okolí stoupají počty jedinců kovaříků.

3. Se vzrůstající vzdáleností od bezlesí mírně stoupají počty saproxylických druhů a spíše klesají a vyrovnávají se jejich abundance napříč porosty. Naopak na kovaříky má blízkost bezlesí opačný vliv.

4. Rozkolísané početnosti kovaříků se se zvětšující vzdáleností od okraje porostu ustalují na relativně vyšších počtech jedinců.

4. Pokud v okolí porostu převládá kategorie středně starých lesů odlišných od dubových, jsou počty druhů i jedinců rozličné, vyjma počtu jedinců kovaříků, kteří jsou pravděpodobně velmi běžní v okolních porostech a mohou tvořit stabilní složku, pronikající do doubrav.

Pro proměnné kontinuity porostů, věk porostu a plocha porostu, neměly při určování vlivu na variabilitu dvou typů porostů významný vliv. Zároveň nejstarší porost území působil

pro zástupce určených čeledí, ve srovnání se smrkovými i ostatními dubovými porosty spíše jako poušť. Porost nejbohatší z pohledu saproxylických brouků byla klasická vysokokmenná smrčina. Naopak některé proměnné struktury porostů měly větší význam při vysvětlování variability druhů i počtů jedinců, zejména kategoriální proměnná typ porostu se podílela na vysvětlení téměř všech závislých proměnných. Dále keřové patro mělo vliv zejména pro celkové počty druhů i jedinců a jedinců saproxylických druhů. Variabilitu druhů kovaříků mezi porosty vysvětlovalo více procento holé půdy z plochy porostu a keřové patro.

Vliv na celkovou diverzitu a počty druhů brouků nelze nad takto definovanými skupinami odvodit. Pravděpodobně by bylo výstižnější sledovat odpovědi několika vybraných druhů nalezených výhradně v dubových porostech.

- AIZEN, M. A., FEINSINGER, P. (1994): Forest fragmentation, pollination and plant reproduction in Chaco dry forest, Argentina. *Ecology*, **75**: 330-351.
- ANSELIN, L. (1995): Local indicators of spatial association - LISA. *Geographical analysis*, **27**(2): 93-115.
- ASSMANN, T. (1999): The ground beetle fauna of ancient and recent woodlands in the lowlands of north-west Germany (Coleoptera, Carabidae). *Biodiversity and Conservation*, **8**: 1499-1517.
- BAGUETTE, M., VAN DYCK, H. (2007): Landscape connectivity and animal behavior: functional grains as a key for dispersal. *Landscape Ecology*, **22**: 1117-1129.
- BAILEY, S. (2007): Increasing connectivity in fragmented landscapes: An investigation of evidence for biodiversity gain in woodlands. *Forest Ecology and Management*, **238**: 7-23.
- BALATKA, B., KALVODA, J. (2006): *Geomorfologické členění reliéfu Čech*. Praha, Kartografie PRAHA, a.s., 79 s. ISBN 80-7011-913-6.
- BANKS, S. C., FINLAYSON, G. R., LAWSON, S. J., LINDENMAYER, D. B., PAETKAU, D., WARD, S. J., TAYLOR, A. C. (2005): The effect of habitat fragmentation due to forestry plantation establishment on the demography and genetic variation of a marsupial carnivore, *Antechinus agilis*. *Biological Conservation*, **122**: 581-597.
- BENDER, D. J., CONTRERAS T. A., FAHRIG, L. (1998): Habitat loss and population decline: a meta-analysis of the patch size effect. *Ecology*, **79**: 517-533.
- BOTTERWEG, P. F. (1982): Dispersal and flight behaviour of the spruce bark beetle *Ips typographus* in relation to sex, size and fat content. *Journal of Applied Entomology*, **1-5**: 466-489.
- BUCHAR, J. (1983): *Zoogeografie*. Praha, SPN, 199 s.
- BURKE, D., GOULET, H. (1998): Landscape and area effects on beetle assemblages in Ontario. *Ecography*, **21**: 472-479.
- BYERS, J. A. (1999): Effects of attraction radius and flight paths on catch of scolytid beetles dispersing outward through rings of pheromone traps. *Journal of Chemical Ecology*, **25**: 985-1005.
- CBD (2013): *List of parties* [online]. Convention on Biological Diversity [cit. 24. 7. 2013]. Dostupné z URL: <<http://www.cbd.int/convention/parties/list/>>.
- COLLINGE, S. K. (1996): Ecological consequences of habitat fragmentation: implications for landscape architecture and planning. *Landscape and urban planning*, **36**: 59-77.
- COLLINGE, S. K. (2009): *Ecology of fragmented landscapes*. Baltimore, The Johns Hopkins University Press, 340 s. ISBN-13 978-0-8018-9138-0.
- COLLINGE, S. K., FORMAN, R. T. T., (1998): A conceptual model of land conversion processes: predictions and evidence from a field experiment with grassland insects. *Oikos* **82**: 66-84.
- CROTEAU, E. K. (2010): Causes and Consequences of Dispersal in Plants and Animals [online]. *Nature Education Knowledge*, **3**(10): 12. [cit. 2. 1. 2012]. Dostupné z URL:

<<http://www.nature.com/scitable/knowledge/library/causes-and-consequences-of-dispersal-in-plants-15927714>>.

- CULEK, M. et al. (1996): Biogeografické členění České republiky. Praha, ENIGMA, 347 s.
- CULEK, M. et al. (2005): Biogeografické členění České republiky. II. díl. Praha, AOPK ČR, 590 s.
- DE VRIES, H. H. (1996): Metapopulation structure of *Pterostichus lepidus* and *Olisthopus rotundatus* on heathland in the Netherlands: the results from transplant experiments. *Ann. Zool. Fennici*, **33**: 77-84.
- DEBINSKI, D. M. (2006): Forest fragmentation and matrix effects: the matrix does matter. *Journal of Biogeography*, **33**: 1791-1792.
- DEBINSKI, D. M., HOLT, R. D. (2000): A survey and overview of habitat fragmentation experiments. *Conservation Biology*, **2**: 342-355.
- DIDHAM, R. K., GHAZOUL, J., STORK, N. E. DAVIS, A. J. (1996): Insects in fragmented forests: a functional approach. *TREE*, **6**: 255-260.
- DIDHAM, R. K., HAMMOND, P. M., LAWTON, J. H., EGGLETON, P., STORK, N. E. (1998): Beetle species responses to tropical forest fragmentation. *Ecological Monographs*, **3**: 295-323.
- DOLEŽALOVÁ, K., HORÁK, J. (2010): Společenstva bezobratlých vázaná na mrtvé dřevo. *Lesnická práce*, **9**: 24-25.
- DRAG, L., HAUCK, D., ZIMMERMANN, K., CIZEK, L. (2011): Demography and dispersal ability of a threatened saproxylic beetle: A mark recapture study of the *Rosalia longicorn* (*Rosalia alpina*). *Plos ONE*, **6**: e21345.
- DUNNING, J. B., DANIELSON, B. J., PULLIAM, H. R. (1992): Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos*, **1**: 169-175.
- EVROPSKÁ KOMISE (2008): *Ekonomie ekosystémů a biodiverzity*. Lucemburk, Úřad pro úřední tisky Evropských společenství, 64 s. ISBN 978-92-79-09443-9.
- FAHRIG, L. (2002): Effect of habitat fragmentation on the extinction threshold: a synthesis. *Ecological Applications*, **12**: 346-353.
- FARKAČ, J., KRÁL, D., ŠKORPÍK, M. ed. (2005): Červený seznam ohrožených druhů České republiky. Bezobratlí. List of threatened species in the Czech Republic. Invertebrates. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Praha, 760 s.
- FRANKLIN, A. B., NOON, B. R., GEORGE, T. L. (2002): What is habitat fragmentation? *Studies in Avian Biology*, **25**: 20-29.
- FORMAN, R. T. T. (1995): *Land mosaics: the ecology of landscapes and regions*. Cambridge: Cambridge University Press, 632 s.
- FORMAN, R. T. T., GODRON, M. (1981): Patches and structural components for a landscape ecology. *BioScience*, **10**: 733-740.
- FORMAN, R. T. T., GODRON, M. (1993): Krajinná ekologie. Praha: Academia, 584 s.
- GADOW, K. V., ZHANG, CH. Y., WEHENKEL, CH., POMMERENING, A., CORRAL-RIVAS, J., KOROL, M., MYKLUSH, S., HUI, G. Y., KIVISTE, A., ZHAO, X. H. (2012): Forest structure and diversity. In: PUKKALA, T., VON GADOW, K. (2012): *Continuous cover forestry. Managing Forest Ecosystems*, **23**: 29-83.

- GAME, M., PETERKEN, G. F. (1984): Historical factors affecting the number and distribution of vascular plant species in the woodlands of central Lincolnshire. *Journal of Ecology*, **72**: 155-182.
- GAUSLAA, Y., SOLHAUG, K. A. (1996): Differences in the susceptibility to light stress between epiphytic lichens of ancient and young boreal forest stands. *Functional Ecology*, **10**: 344-354.
- GOODWIN, B. J., FAHRIG, L. (2002): Effect of landscape structure on the movement behaviour of a specialized goldenrod beetle, *Trirhabda borealis*. *Canadian Journal of Zoology*, **80**: 24-35.
- GRIMALDI, D., ENGEL, M. S. (2005): *Evolution of the Insects*. Cambridge university press, s. 755.
- GÜNTHER, J., ASSMANN, T. (2004): Fluctuations of carabid populations inhabiting an ancient woodland (Coleoptera: Carabidae). *Pedobiologia*, **48**: 159-164.
- HAILA, Y. (2002): A conceptual genealogy of fragmentation research: From island biogeography to landscape ecology. *Ecological applications*, **12**: 321-334.
- HALME, E., NIEMELÄ, J. (1993): Carabid beetles in fragments of coniferous forest. *Ann. Zool. Fennici*, **30**: 17-30.
- HAYNES, K. J., CRONIN, J. T. (2006): Interpatch movement and edge effects: the role of behavioral response to the landscape matrix. *OIKOS*, **113**: 43-54.
- HEDIN, J., RANIUS, T., NILSSON, S. G., SMITH, H. G. (2008): Restricted dispersal in flying beetle assessed by telemetry. *Biodiversity Conservation*, **17**: 675-684.
- HENLE, K., DAVIES, K. F., KLEYER, M., MARGULES, CH., SETTELE, J. (2004): Predictors of species sensitivity to fragmentation. *Biodiversity and Conservation*, **13**: 207-251.
- HERMY, M., VERHEYEN, K. (2007): Legacies of the past in the present-day forest biodiversity: a review of past land-use effects on forest plant species composition and diversity. *Ecological Restoration*, **22**: 361-371.
- HORÁK, J. (2012): Stanovištní činitelé ovlivňující rozšíření brouků vázaných na mrtvé dřevo. *Živa*, **6**: 294-299.
- HORAK, J., HUI, C., ROURA-PASCUAL, N., ROMPORTL, D. (2013a): Changing roles of propagule, climate, and land use during extralimital colonization of a rose chafer beetle. *Naturwissenschaften*, 1-10.
- HORÁK, J., CHUMANOVÁ, E., HILSZCANSKI, J. (2011): Saproxylic beetle thrives on the openness in management: a case study on the ecological requirements of *Cucujus cinnaberinus* from Central Europe. *Insect Conservation and Diversity*, 1-11.
- HORAK, J., PELTANOVA, A., PODAVKOVA, A., SAFAROVA, L., BOGUSH, P., ROMPORTL, D., ZASADIL, P. (2013b): Biodiversity response to land use in traditional fruit orchards of a rural agricultural landscape. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, **178**: 71-77.
- HORÁK, J., RÉBL, K. (2009): *Inventarizační průzkum saproxylických brouků (Coleoptera) na území Lánské obory*. Sruby, Lesák, o.s., 24 s.

- HÖRNBERG, G., ZACKRISSON, O., SEGERSTRÖM, U., SVENSSON, B. W., OHLSON, M., BRADSHAW, R. H. W. (1998): Boreal swamp forest – biodiversity ‘hotspots’ in an impoverished forest landscape. *BioScience*, **48**: 795-802.
- HORT, L., VRŠKA, T. (1999): Podíl odumřelého dřeva v pralesovitých rezervacích ČR. In: VRŠKA, T. eds. (1999): *Význam funkce odumřelého dřeva v lesních porostech*. Správa Národního parku Podyjí, 120 s. ISBN 80-238-4739-2.
- HŮRKA, K. ed. (2005): *Brouci České a Slovenské republiky*. 1. vydání. Zlín: Kabourek, 390 s. ISBN 80-86447-11-1.
- HYVÄRINEN, E., KOUKI, J., MARTIKAINEN, P. (2006): A comparison of three trapping methods used to survey forest-dwelling Coleoptera. *European Journal of Entomology*, **103**: 397-407.
- CHYTRÝ, M., KUČERA, T., KOČÍ, M. ed. (2001): Katalog biotopů České republiky. Interpretační příručka k evropským programům Natura 2000 a Smaragd. Praha, Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, 308 s. ISBN 80-86064-55-7.
- IRMLER, U., ARP, H., NÖTZOLD, R. (2010): Species richness of saproxylic beetles in woodlands is affected by dispersion ability of species, age and stand size. *Journal of Insect Conservation*, **14**: 227-235.
- JANKOVSKÝ, L., TOMŠOVSKÝ, M., BERÁNEK, J., LIČKA, D. (2006): *Analýza postupů ponechávání dřeva k zetlení z hlediska vlivu na biologickou rozmanitost*. Studie pro Ministerstvo životního prostředí. Brno, 102 s.
- JELÍNEK, J. (1993): *Check-list of Czechoslovak Insect IV (Coleoptera)*. Praha, Folia Heyrovskyana, 172 s.
- JENNINGS, S. B., BROWN, N. D., SHEIL, D. (1999): Assessing forest canopies and understorey illumination: canopy closure, canopy cover and other measures. *Forestry*, **1**: 59-73.
- JONSELL, M., NORDLANDER, G., JONSSON, M. (1999): Colonization patterns of insects breeding in wood-dacaying fungi. *Journal of Insect Conservation*, **3**: 145-161.
- JONSSON, B. G., KRUYIS, N., RANIUS, T. (2005): Ecology of species living on dead wood – Lesson for dead wood management. *Silva Fennica*, **2**: 289-309.
- KEARNS, C. A., INOUE, D. W., WASER, N. M. (1998): Endangered mutualism: The conservation of plant-pollinator interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **29**: 83-112.
- KLEIN, B. C. (1989): Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle communities in Central Amazonia. *Ecology*, **70**: 1715-1725.
- KLINEROVÁ, T., DRHOVSKÁ, L., HÉDL, R., VOJTA, J. (2011): Starobylé a novodobé lesy: které jsou vhodnější pro výskyt pravých lesních druhů? Abstrakt posteru. In *Doktorandské inspirace v botanice II*. Sborník příspěvků. Praha, Konference České botanické společnosti. 60 s.
- KLINEROVÁ, T., DRHOVSKÁ, L., HÉDL, R., VOJTA, J. (2012): *Ancient and recent woodlands: which are more favourable for typical forest species?* Poster. Praha, Botanický ústav AV ČR, v.v.i.
- KOLEKTIV AUTORŮ (2005): *Ecosystems and human well-being. Synthesis*. Washington DC, Millenium ecosystem assessment, Island Press, 155 s. ISBN 1-59726-040-1.

- KOLEKTIV AUTORŮ (2007). *Atlas podnebí Česka*. 1. vydání. Praha – Olomouc, Český hydrometeorologický ústav.
- KOLEKTIV AUTORŮ (2007): *Národní inventarizace lesů ČR 2001-2004*. Brandýs nad Labem, Ústav pro hospodářskou úpravu lesů Brandýs nad Labem, 224 s. ISBN 978-80-7084-587-5.
- KOLEKTIV AUTORŮ (2012): *Zelená zpráva. Zpráva o stavu lesa a lesního hospodářství České republiky v roce 2011*. Praha, Ministerstvo zemědělství, 138 s.
- KRUESS, A., TSCHARNTKE, T. (1994): Habitat Fragmentation, Species Loss, and Biological control. *Science*, **264**: 1581-1584.
- KUUSINEN, M. (1995): Cyanobacterial macrolichens on *Populus tremula* as indicators of forest continuity in Finland. *Biological Conservation*, **75**: 43-49.
- LASSAU, S. A., HOCHULI, D. F., CASSIS, G., REID, A. M. (2005): Effects of habitat complexity on forest beetle diversity: do functional groups respond consistently? *Diversity and distribution*, **11**: 73-82.
- LAURANCE, W. F., DIDHAM, R. K., POWER, M. E. (2001): Ecological boundaries: a search for synthesis. *TRENDS in Ecology and Evolution*, **2**: 70-71.
- LAURANCE, W. F., LOVEJOY, T. E., VASCONCELOS, H. I., BRUNA, E. M., DIDHAM, R. K., STOUFFER, P. C., GASCON, C., BIERREGAARD, R. O., LAURANCE, S. G., SAMPAIO, E. (2002): Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-year investigation. *Conservation Biology*, **3**: 605-618.
- LINDBLADH, M., BRUNET, J., HANNON, G., NIKLASSON, M., ELIASSON, P., ERIKSSON, G., EKSTRAND, A. (2007). Forest history as a basis for ecosystem restoration – A multidisciplinary case study in south Swedish temperate landscape. *Restoration Ecology*, **2**: 284-295.
- LINDENMAYER, D. B., CUNNINGHAM, R. B., DONNELLY, C. F., LESSLIE, R. (2002): On the use of landscape surrogates as ecological indicators in fragmented forests. *Forest ecology and management*, **159**: 203–216.
- LINDENMAYER, D. B., FISCHER, J. (2006): *Habitat fragmentation and landscape change: an ecological and conservation synthesis*. Washington DC, Island Press, 328 s.
- LOMOLINO, M. V. (2001): The species area relationship: new challenges for an old pattern. *Progress in Physical Geography*, **25**, 1: 1-21.
- LÓPEZ, H., OROMÍ, P. (2010): A pitfall trap for sampling the mesovoid shallow substratum (MSS) fauna. *Speleobiology Notes*, **2**: 7-11.
- LOSKOTOVÁ, T. (2010): Význam kontinuity a fragmentace lesních porostů z pohledu brouků jako indikační skupiny. Bakalářská práce, 66 s. Vedoucí práce RNDr. Dušan Romportl, Ph.D.
- LÖVEI, G. L., MAGURA, T., TÓTHMÉRÉSZ, B., KÖDÖBÖCZ, V. (2006): The influence of matrix and edges on species richness patterns of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in habitat islands. *Global Ecology and Biogeography*, **15**: 283-289.
- LUNDKVIST, E., LANDIN, J., KARLSSON, F. (2002): Dispersing diving beetles (Dytiscidae) in agricultural and urban landscapes in south-eastern Sweden. *Ann. Zool. Fennici*, **39**: 109-123.
- MAC ARTHUR, R. H., WILSON, E. O. (1967): *The theory of island biogeography* [online]. Princeton University Press, 1967. 205 s. ISBN 0-691-08836-5. [cit. 2010-02-15].

Dostupné z URL

<<http://books.google.com/books?id=a10cdkywhVgC&printsec=frontcover&dq=theory+of+island+biogeography&cd=1#v=onepage&q&f=false>>.

- MAGURA, T., TÓTHMÉRÉSZ, B., MOLNÁR, T. (2001b): Forest edge and diversity: carabid species along a grass-forest transects. *Biodiversity and Conservation*, **10**: 287-300.
- MAY, R. M. (1988): How many species are there on the Earth? *Science*, 241: 1441-1449.
- McGARIGAL, K., CUSHMAN, S. A. (2002): Comparative evaluation of experimental approaches to the study of habitat fragmentation effects. *Ecological Applications*, **2**: 335-345.
- MCPFE (2007): *State of Europe's forests. The MCPFE report on sustainable forest management in Europe* [online]. Ministerial Conference on the Protection of Forests in Europe, Liaison Unit Warsaw, 247 s. [cit. 2013-04-05]. Dostupné z URL: <http://www.foresteurope.org/documentos/state_of_europes_forests_2007.pdf>
- MCPFE (2011): *Conference proceedings* [online]. Forest Europe, Ministerial Conference on the Protection of Forests in Europe, Liaison Unit Oslo, 226 s. [cit. 2013-04-05] Dostupné z URL: <http://www.foresteurope.org/documentos/Proceedings_FOREST_EUROPE_Ministerial_Conference_Oslo_2011.pdf>.
- MÍCHAL, I. (1999): Ponechávání odumřelého dřeva z hlediska péče o biologickou rozmanitost. In: VRŠKA, T. eds. (1999): *Význam funkce odumřelého dřeva v lesních porostech*. Správa Národního parku Podyjí, 120 s. ISBN 80-238-4739-2.
- NEUHÄSLOVÁ, Z., MORAVEC J. [eds.] et al. (1997): *Mapa potenciální přirozené vegetace České republiky – Map of Potential natural vegetation of the Czech Republic*. 1 map. color., Praha, Kartografie.
- NIEMELÄ, J. (2001): Carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) and habitat fragmentation: a review. *European Journal of Entomology*, **98**: 127-132.
- NIEMELÄ, J., HAILA, Y., HALME, E., LAHTI, T., PAJUNEN, T., PUNTILLA, P. (1988): The distribution of carabid beetles in fragments of old coniferous taiga and adjacent managed forest. *Ann. Zool. Fennici*, **25**: 107-119.
- NOBIS, M. (2005): *SideLook 1.1* – Imaging software for the analysis of vegetation structure with true-colour photographs; <http://www.appleco.ch>.
- NOBIS, M., HUNZIKER, U. (2005): Automatic thresholding for hemispherical canopy-photographs based on edge detection. *Agricultural and Forest Meteorology*, **128**: 243-250.
- NORDÉN, B., APPELQVIST, T. (2001): Conceptual problems of Ecological Continuity and its bioindicators. *Biodiversity and Conservation*, **10**: 779-791.
- OCKINGER E., BERGMAN K. O., FRANZEN M., KADLEC T., KRAUSS J., KUUSAAARI M., POYRY, J., SMITH, H. G., STEFFAN-DEWENTER, I., BOMMARCO, R. (2012): The landscape matrix modifies the effect of habitat fragmentation in grassland butterflies. *Landscape Ecology*, **27**:121–131.
- OHLSON, M., SÖDERSTRÖM, L., HÖRNBERG, G., ZACKRISSON, O., HERMANSSON, J. (1997): Habitat qualities versus long-term continuity as determinants of biodiversity in boreal old-growth swamp forests. *Biological Conservation*, **81**: 221-231.

- OHLSON, M., TRYTERUD, E. (1999): Long-term spruce forest continuity – a challenge for a sustainable Scandinavian forestry. *Forest Ecology and Management*, **124**: 27-34.
- OLSSON, J., JOHANSSON, T., JONSSON, B. G., HJÄLTÉN, J., EDMAN, M., ERICSON, L. (2012): Landscape and substrate properties affect species richness and community composition of saproxylic beetles. *Forest Ecology and Management*, **286**: 108-120.
- OVASKAINEN, O. (2004): Habitat-specific movement parameters estimated using mark-recapture data and a diffusion model. *Ecology*, **1**: 242-257.
- PAILLET, Y., BERGÉS, L., HJÄLTÉN, J., ÓDOR, P., AVON, C., BERNHARDT-RÖRMERMANN, M., BIJLSMA, R.-J., DE BRUYN, L., FUHR, M., GRANDIN, U., KANKA, R., LUNDIN, L., LUQUE, S., MAGURA, T., MATESANZ, S., MÉSZÁROS, I., SEBASTIÀ, M.-T., SCHMIDT, W., STANDOVÁR, T., TÓTHMÉRÉSZ, B., UOTILA, A., VALLADARES, F., VELLAK, K., VIRTANEN, R. (2009): Biodiversity differences between managed and unmanaged forests: Meta-analysis of species richness in Europe. Review. *Conservation Biology*, **1**: 101-112.
- PLATA, E. R., LÜCKING, R., LUMBSCH, H. T. (2008): When family matters: an analysis of Thelotremaaceae (Lichenized Ascomycota: Ostropales) as bioindicators of ecological continuity in tropical forests. *Biodiversity Conservation*, **17**: 1319-1351.
- PLÍVA, K. (1987): Typologický klasifikační systém ÚHÚL. Brandýs nad Labem, ÚHÚL, 52 s.
- POLUS, E., VANDEVOESTIJNE, S., CHOUTT, J., BAGUETTE, M. (2007): Tracking the effects of one century of habitat loss and fragmentation on calcareous grassland butterfly communities. *Biodiversity conservation*, **16**: 3423-3436.
- POWELL, A. H., POWELL G. V. N. (1987): Population dynamics of male euglossine bees in Amazonian forest fragments. *Biotropica*, **2**: 176-179.
- PROCHÁZKA, J. (2011): Srovnání taxocenóz a vertikální stratifikace letové aktivity kůrovců (Coleoptera: Curculionidea: Scolytinae) v tvrdém luhu a horských jedlobučinách. Diplomová práce. Vedoucí práce Schlanghammerský J., Brno, 140 s.
- PULPÁN, L. (1999): Ponechávání mrtvého dřeva v porostech z pohledu Lesů České republiky. In: VRŠKA, T. eds. (1999): *Význam funkce odumřelého dřeva v lesních porostech*. Správa Národního parku Podyjí, 120 s. ISBN 80-238-4739-2.
- RAKUŠAN, C. (1998): Odumřelé stromy a jejich význam. *Silva Bohemica* **8**: 12.
- RANGEL, T. F., DINIZ-FILHO, J. A. F., BINI, L. M. (2010): SAM: a comprehensive application for Spatial Analysis in Macroecology. *Ecography* **33**: 46-50.
- RANIUS, T. (2002): Influence of stand size and quality of tree hollows on saproxylic beetles in Sweden. *Biological Conservation* **103**: 85–91.
- RINK, M., SINSCH, U. (2007): Radio-telemetric monitoring of dispersing stag beetles: implication for conservation. *Journal of Zoology*, **272**: 235-243.
- RÖSTELL, A. (2006): *Effects of stand continuity on biodiversity of seven organism groups in temperate deciduous forest*. Göteborg: Göteborg University, 20 s. Vedoucí práce Björn Nordén.
- SÁDLO, J., POKORNÝ, P., HÁJEK, P., DRESLEROVÁ, D., CÍLEK, V. (2008): Krajina a revoluce. Významné přelomy ve vývoji kulturní krajiny Českých zemí. Malá Skála, 255 s. ISBN 978-80-86776-06-4.

Příloha 1: Přehled lokalit se sběrnými místy a počty získaných druhů a jedinců za sledované skupiny

Locality	Nr. of pair	Trap Nr.	TREE	Latitude	Longitude	N_Sp	Abun	N_Sp_Spx	Abun_Spx	N_Sp_Elat	Abun_Elat
Srubby Horní Ves	1	1	SM	50,00515000	16,17083333	62	256	31	85	12	120
Srubby Horní Ves	1	2	DB	50,00705000	16,17196667	48	200	21	78	8	46
Choceň	2	3	SM	49,98868333	16,20051667	40	115	18	32	8	59
Choceň	2	4	DB	49,99236667	16,20420000	70	176	27	52	14	45
Srubby Sedlská Strana	3	5	DB	49,99741667	16,19300000	57	170	25	53	9	76
Srubby Sedlská Strana	3	6	SM	49,99625000	16,19546667	34	118	14	24	8	74
Srubby U Formanky	4	7	DB	50,00483333	16,18326667	29	111	13	24	9	76
Srubby U Formanky	4	8	SM	50,00596667	16,18513333	25	111	12	35	9	67
Srubby Liščí Díry	5	9	DB	50,01146667	16,16810000	56	138	16	43	11	70
Srubby Liščí Díry	5	10	SM	50,01240000	16,16618333	44	131	17	42	10	81
Hluboká	6	11	DB	50,00525000	16,15423333	59	217	18	38	12	65
Hluboká	6	12	SM	50,00666667	16,15805000	46	178	26	59	8	100
Dobříkov	7	13	DB	50,00623333	16,13896667	44	146	16	29	8	53
Dobříkov	7	14	SM	50,00826667	16,13993333	48	196	19	51	11	111
Rzy	8	15	DB	50,00758333	16,11393333	48	214	33	96	9	31
Rzy	8	16	SM	50,01215000	16,10728333	36	103	19	51	7	57
Jaroslav Východ	9	17	SM	50,01681667	16,09658333	35	166	20	52	9	81
Jaroslav Východ	9	18	DB	50,01536667	16,08471667	54	148	25	57	6	52
Újezd	10	19	DB	50,02226667	16,15381667	51	159	28	63	9	48
Újezd	10	20	SM	50,02194444	16,14861111	49	256	23	69	13	192
Svatba	11	21	DB	50,03700000	16,13978333	51	176	19	30	10	37
Svatba	11	22	SM	50,03916667	16,14226667	64	232	30	61	13	102
Prochody	12	23	DB	50,03260000	16,13511667	33	66	12	21	7	13
Prochody	12	24	SM	50,03100000	16,13600000	37	127	21	40	10	83
Jaroslav Západ	15	29	SM	50,01896667	16,07270000	59	256	38	117	12	156
Jaroslav Západ	15	30	DB	50,01820000	16,07515000	62	186	23	34	9	96

Vysvětlivky: Locality – místní název, Nr. of pair – číslo dvojice, Trap. Nr. – číslo pasti, TREE – označení pro typ porostu dle hlavní dřeviny, SM – označení pro smrčiny, DB – dubové porosty, N – počet druhů, Abun – počet jedinců, Sp – druh, Spx – saproxylický, Elat – kovaříkovití (*Elateridae*)

Příloha 2: Charakteristiky struktury lesních porostů

		ha	m³			%			%													
ID	AGE	AREA	DW	SM	DB	TE	STR	TLU	SM	BO	JD	DB	BK	BR	JS	OST	E2	E1	E0	HP	ETAZ	
1	100	9,67	1	0,95	0	85	5	10	80	15	0	5	0	0	0	0	0	10	60	30	0	
2	110	5,30	0,75	0	0,75	95	3	2	5	5	0	80	0	0	0	0	0	80	0	20	30	
3	100	0,30	1,3	1,3	0	5	5	90	80	0	0	15	3	0	0	2	5	30	0	70	0	
4	130	1,59	0,3	0	0,3	10	30	60	0	0	0	95	5	0	0	0	2	98	0	2	10	
5	100	6,68	0,5	0	0,5	5	15	80	0	0	0	98	0	0	0	2	2	98	0	2	2	
6	100	2,57	0,3	0,3	0	25	25	50	90	2	0	5	3	0	0	0	0	5	5	90	0	
7	140	0,70	0,3	0,1	0,2	70	30	0	5	10	0	85	0	0	0	0	0	40	0	60	40	
8	90	7,09	0,5	0,5	0	60	40	0	50	40	0	0	0	10	0	0	0	60	35	5	20	
9	140	0,46	1,5	0	1,3	30	30	40	0	5	0	95	0	0	0	0	0	25	5	70	20	
10	100	0,78	2	0,2	0	10	30	60	60	35	3	2	0	0	0	0	5	20	5	75	1	
11	110	1,01	0,4	0,1	0,3	20	20	60	10	0	0	90	0	0	0	0	5	65	5	30	40	
12	90	0,87	0,5	0,3	0	25	30	35	50	25	10	0	15	0	0	0	5	40	0	60	0	
13	100	1,84	0,2	0	0,05	25	25	50	0	0	0	50	0	0	0	50	0	20	0	80	10	
14	100	0,47	1,3	0,7	0	5	5	90	60	30	0	10	0	0	0	0	15	25	20	55	0	
15	130	6,43	0,5	0	0,2	5	5	90	0	0	0	70	0	0	20	10	5	100	0	0	30	
16	100	0,24	1	1	0	70	0	30	100	0	0	0	0	0	0	0	0	5	3	92	0	
17	100	1,02	0,5	0,3	0,2	25	50	25	55	5	30	10	0	0	0	0	15	40	5	55	35	
18	100	7,23	0,3	0	0,2	20	10	70	10	10	0	80	0	0	0	0	0	50	0	50	30	
19	100	0,71	0,2	0	0,2	5	5	90	3	0	0	90	5	0	0	2	0	100	0	0	0	
20	90	0,63	0,3	0,3	0	60	40	0	93	5	0	2	0	0	0	0	0	3	40	57	0	
21	140	0,33	0,4	0	0,1	5	5	90	0	0	0	70	0	0	5	25	0	100	0	0	30	
22	110	1,65	1	1	0	20	20	60	80	0	20	0	0	0	0	0	40	95	0	5	20	
23	170	1,17	1,5	0	1,2	5	10	85	0	0	0	80	5	0	0	5	0	50	0	50	50	
24	90	4,51	0,4	0,2	0	5	35	60	80	10	0	0	0	5	0	5	0	5	0	95	15	
29	110	0,90	1	1	0	20	80	0	80	10	0	0	0	0	0	10	10	15	50	35	0	
30	100	1,24	0,4	0,2	0	40	60	0	5	5	0	85	0	0	0	5	0	60	0	40	5	

Vysvětlivky: ID – číslo pasti

Příloha 3: Spearmanova korelační matice pro vysvětlující proměnné v okolí dubových porostů

	AGE	ha AREA	N_PAT	ha MED	%						m	
					KAT 1	KAT 2	KAT 3	KAT 4	KAT 5	KAT 6	NN_Dist	Dist_BZ
AGE	1	-0,564	0,031	-0,011	-0,371	0,513	-0,014	0,354	-0,033	-0,200	-0,083	0,217
AREA (ha)	-0,564	1	-0,231	0,154	0,247	-0,473	-0,253	0,143	-0,135	0,714	-0,530	-0,330
N_PAT.	0,031	-0,231	1	-0,819	-0,500	0,456	0,385	-0,231	0,235	0,110	0,519	0,648
med.	-0,011	0,154	-0,819	1	0,104	-0,088	-0,066	0,253	-0,420	-0,143	-0,398	-0,484
KAT_1 %	-0,371	0,247	-0,500	0,104	1	-0,813	-0,736	-0,055	0,301	-0,060	-0,287	-0,401
KAT_2 %	0,513	-0,473	0,456	-0,088	-0,813	1	0,533	0,077	-0,153	-0,176	0,227	0,429
KAT_3 %	-0,014	-0,253	0,385	-0,066	-0,736	0,533	1	-0,357	-0,407	-0,286	0,564	0,368
KAT_4 %	0,354	0,143	-0,231	0,253	-0,055	0,077	-0,357	1	-0,025	0,198	-0,503	-0,632
KAT_5 %	-0,033	-0,135	0,235	-0,420	0,301	-0,153	-0,407	-0,025	1	0,041	-0,148	0,175
KAT_6 %	-0,200	0,714	0,110	-0,143	-0,060	-0,176	-0,286	0,198	0,041	1	-0,398	0,027
NN_Dist	-0,083	-0,530	0,519	-0,398	-0,287	0,227	0,564	-0,503	-0,148	-0,398	1	0,409
Dist_BZ	0,217	-0,330	0,648	-0,484	-0,401	0,429	0,368	-0,632	0,175	0,027	0,409	1

Vysvětlivky: AGE – věk porostu, AREA – plocha porostu s pastí, N_PAT. – počet plošek v okolí porostu s perimetrem 500 m, med. – medián velikosti ploch, KAT 1 – bezlesí, KAT 2 – mladé lesy (1-39 let), KAT 3 – jiné lesy než dubové ve věku 40 – 99 let, KAT 4 – lesy dubové ve věku 40-99 let, KAT 5 – smíšené lesy s významným zastoupením dubu ve věku 100 a více let, KAT_6 – dubové porosty ve věku 100 a více let, NN_Dist – vzdálenost nejbližšího kontinuálního porostu dle vymezené definice, Dist_BZ – vzdálenost od nejbližšího bezlesí.

Kritická hodnota pro $n = 12$ při $\alpha = 0,05$ je 0,5804.

Příloha 4: Spearmanova korelační matice pro vysvětlující proměnné diverzity brouků v perimetru 20 m

20 m	AGE	ha AREA	% C_O	DW	mc DW_SM	DW_DB	TE	STR	TLU	SM	BO	JD	DB	% BK BR		JS	OST	E2	E1	E0	HP	ETAZ
AGE	1	-0,138	-0,143	0,186	-0,430	0,633	-0,157	-0,244	0,224	-0,552	-0,427	-0,177	0,519	-0,008	-0,406	0,374	0,185	0,044	0,446	-0,253	-0,351	0,579
AREA (ha)	-0,138	1	-0,065	-0,214	-0,220	0,112	0,100	0,059	-0,103	-0,144	0,136	-0,060	0,023	-0,143	0,330	-0,024	0,024	-0,131	0,191	-0,087	-0,303	0,233
C_O (%)	-0,143	-0,065	1	0,227	0,370	-0,189	0,613	0,405	-0,693	0,333	0,529	0,348	-0,288	-0,135	-0,026	-0,277	-0,529	0,130	-0,249	0,591	0,018	-0,162
DW_mc	0,186	-0,214	0,227	1	0,382	-0,097	-0,074	-0,177	0,083	0,191	0,205	0,262	-0,259	-0,108	-0,065	-0,065	-0,130	0,393	-0,164	0,295	0,124	-0,072
DW_SM	-0,430	-0,220	0,370	0,382	1	-0,809	0,239	0,152	-0,324	0,867	0,331	0,287	-0,749	-0,077	0,144	-0,318	-0,287	0,382	-0,534	0,525	0,331	-0,532
DW_DB	0,633	0,112	-0,189	-0,097	-0,809	1	-0,133	-0,210	0,244	-0,778	-0,420	-0,209	0,815	0,080	-0,268	0,126	0,047	-0,150	0,544	-0,361	-0,364	0,655
TE_%	-0,157	0,100	0,613	-0,074	0,239	-0,133	1	0,202	-0,875	0,283	0,350	0,024	-0,182	-0,299	-0,007	-0,353	-0,515	-0,376	-0,363	0,361	0,241	-0,027
STR_%	-0,244	0,059	0,405	-0,177	0,152	-0,210	0,202	1	-0,581	0,111	0,411	0,271	-0,191	-0,102	0,322	-0,311	-0,028	0,102	-0,267	0,270	0,220	0,032
TLU_%	0,224	-0,103	-0,693	0,083	-0,324	0,244	-0,875	-0,581	1	-0,325	-0,468	-0,067	0,293	0,306	-0,165	0,408	0,325	0,244	0,422	-0,428	-0,241	0,061
SM_%	-0,552	-0,144	0,333	0,191	0,867	-0,778	0,283	0,111	-0,325	1	0,353	0,216	-0,764	-0,110	0,161	-0,371	-0,391	0,168	-0,698	0,534	0,480	-0,545
BO_%	-0,427	0,136	0,529	0,205	0,331	-0,420	0,350	0,411	-0,468	0,353	1	0,195	-0,427	-0,248	0,377	-0,302	-0,402	0,006	-0,426	0,490	0,282	-0,178
JD_%	-0,177	-0,060	0,348	0,262	0,287	-0,209	0,024	0,271	-0,067	0,216	0,195	1	-0,393	0,056	-0,122	-0,122	-0,324	0,589	0,020	0,000	0,103	0,043
DB_%	0,519	0,023	-0,288	-0,259	-0,749	0,815	-0,182	-0,191	0,293	-0,764	-0,427	-0,393	1	0,118	-0,388	0,078	0,110	-0,202	0,558	-0,391	-0,380	0,392
BK_%	-0,008	-0,143	-0,135	-0,108	-0,077	0,080	-0,299	-0,102	0,306	-0,110	-0,248	0,056	0,118	1	-0,156	-0,156	0,012	0,004	0,142	-0,319	-0,006	-0,251
BR_%	-0,406	0,330	-0,026	-0,065	0,144	-0,268	-0,007	0,322	-0,165	0,161	0,377	-0,122	-0,388	-0,156	1	-0,083	0,044	-0,236	-0,115	0,098	0,092	0,100
JS_%	0,374	-0,024	-0,277	-0,065	-0,318	0,126	-0,353	-0,311	0,408	-0,371	-0,302	-0,122	0,078	-0,156	-0,083	1	0,472	0,031	0,444	-0,236	-0,443	0,276
OST_%	0,185	0,024	-0,529	-0,130	-0,287	0,047	-0,515	-0,028	0,325	-0,391	-0,402	-0,324	0,110	0,012	0,044	0,472	1	-0,101	0,204	-0,402	-0,176	0,051
E2_%	0,044	-0,131	0,130	0,393	0,382	-0,150	-0,376	0,102	0,244	0,168	0,006	0,589	-0,202	0,004	-0,236	0,031	-0,101	1	0,151	0,124	-0,146	-0,078
E1_%	0,446	0,191	-0,249	-0,164	-0,534	0,544	-0,363	-0,267	0,422	-0,698	-0,426	0,020	0,558	0,142	-0,115	0,444	0,204	0,151	1	-0,560	-0,841	0,478
E0_%	-0,253	-0,087	0,591	0,295	0,525	-0,361	0,361	0,270	-0,428	0,534	0,490	0,000	-0,391	-0,319	0,098	-0,236	-0,402	0,124	-0,560	1	0,169	-0,341
HP_%	-0,351	-0,303	0,018	0,124	0,331	-0,364	0,241	0,220	-0,241	0,480	0,282	0,103	-0,380	-0,006	0,092	-0,443	-0,176	-0,146	-0,841	0,169	1	-0,255
ETAZ_%	0,579	0,233	-0,162	-0,072	-0,532	0,655	-0,027	0,032	0,061	-0,545	-0,178	0,043	0,392	-0,251	0,100	0,276	0,051	-0,078	0,478	-0,341	-0,255	1

Červeně jsou zvýrazněny korelace významné na hladině $p < 0,05$; tučně označené hodnoty vyjadřují silnou závislost proměnných.

Kritická hodnota korelačního koeficientu pro $n = 22$ při $\alpha = 0,05$ je 0,4277.